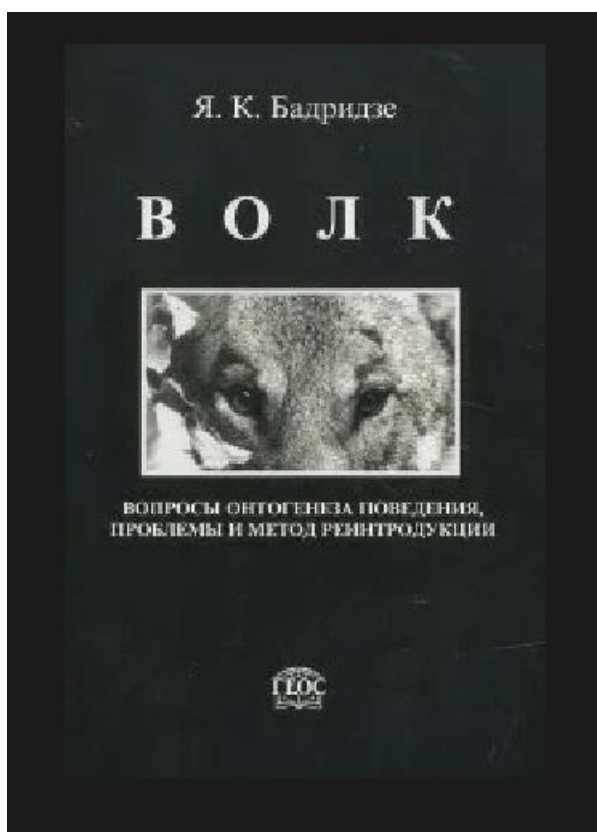


Бадридзе Я.К. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и методы реинтродукции. - М.: ГЕОС, 2003. - 118 с.



В книге, на примере волка, как на модельном виде хищника, описываются проблемы и метод подготовки к реинтродукции выросших в неволе крупных хищных млекопитающих. Показаны необходимые условия содержания животных в процессе постнатального онтогенеза, для формирования поведения, включая способность к рассудочной деятельности, в пределах нормы, характерной для вида.

Книга рассчитана на широкий круг специалистов, интересующихся вопросами онтогенеза поведения, высшей нервной деятельностью, экологией и проблемами восстановления исчезнувших в природе, или исчезающих видов крупных наземных млекопитающих.

Предисловие редакторов

Развитие человеческого общества издревле связано с благоустройством проживания людей, что неминуемо влечет за собой глобальные изменения природной среды. В этой связи нарушились и продолжают меняться сбалансированные в процессе эволюции живые природные системы, сокращается численность отдельных видов животных и многие из них исчезают с лица Земли. Наконец, и это касается прежде всего крупных хищных млекопитающих, на них охотятся, применяя самое совершенное современное стрелковое оружие. При этом и сейчас еще нередко объявляют отдельных хищников вредными, открывая тем самым неоправданное истребление группировок или целых популяций наиболее биологически совершенных животных, стоящих на самых верхних уровнях трофической пирамиды.

Особым гонениям со стороны человека подвергается волк. Стройный, сильный и выносливый зверь, способный добывать крупных копытных, при случае не оставлял без внимания и домашних животных. Дурная слава "серого разбойника" тянулась за волком столетиями. Человек объявил ему беспощадную войну, и этот красивый зверь исчез во многих странах европейского континента. Между тем новейшие исследования экологии и поведения волка показали целесообразность его присутствия в экосистемах, и выявили механизмы благотворного влияния этого хищника на популяции копытных. Положение усугубляется тем, что экологическую нишу волка нередко занимают одичавшие собаки. Их стаи имеют сложную и совершенную социальную структуру, которая обеспечивает повышение их жизнеспособности. Появляются также волко-собачьи гибриды. Вред, причиняемый диким и домашним животным такими собаками и гибридами, намного перекрывает возможный урон, наносимый волком при добыче копытных для пропитания.

В последние десятилетия в человеческом обществе сформировалось и продолжает шириться движение за гуманное отношение к животным, многие из которых наделены чувствами и системами жизнедеятельности, очень похожими на людские. Прямому преследованию диких животных, в том числе и хищных, начинают серьезно противодействовать различные слои населения. В частности, в разных странах стали появляться проекты, направленные на восстановление волка и его охрану, однако, их выполнение связано с известными трудностями. Заселение волка в отдельные страны или на новые территории за счет естественного распространения весьма проблематично, а в некоторых случаях и невозможно из-за отсутствия пригодных для передвижения коридоров.

Реальный путь решения этого вопроса – реинтродукция. Так называют один из основных путей восстановления диких популяций. При этом чрезвычайно важно проведение экспериментальных работ, позволяющих анализировать результаты вмешательства человека в жизнедеятельность изучаемого вида с тем, чтобы не

причинить ни ему, ни биоценозу в целом, непреднамеренного вреда, вместо ожидаемой пользы.

Не затрагивая вопроса рационального использования крупных хищных млекопитающих, в настоящее время вопрос этот вызывает противоречия в обществе – восстановление и сохранение отдельных видов и влияние на состав их популяций невозможно без разработки проблемы реинтродукции.

Подготовка животных к реинтродукции ставит перед учеными целый ряд вопросов, на большинство которых книга Я.К. Бадридзе дает убедительные ответы. О точности этих ответов свидетельствует практика – все возвращенные в природу волки нашли свое место в новой для них жизни.

Один из таких вопросов – как избежать последствий неминуемого периода контактов волчонка с человеком. Проявленная им при этом забота ослабляет, а в отдельных случаях полностью "стирает" у животных естественный страх по отношению к человеку, вначале как к индивиду, а затем и на видовом уровне. Выпуск на волю таких животных, особенно хищников, бесперспективен – они будут пытаться контактировать с людьми, могут нападать на домашний скот и вскоре погибнут.

В книге Я.К. Бадридзе приводятся результаты многолетних уникальных исследований формирования поведения хищных млекопитающих во всех возрастных периодах. Красной нитью через всю книгу проходит изящное экспериментальное подтверждение необходимости выполнения специальных приемов содержания волков, подготавливаемых для реинтродукции. Показано, как формирование основ пищевого, оборонительного, территориального и социального поведения в пределах нормы реакций зависит от их раннего опыта. Работа раскрывает перед читателем и специалистом поэтапное развитие волка от детеныша до взрослого размножающегося зверя. Показана удивительная по своей сложности толерантность вида, обеспечивающая ему высокий уровень выживания. Описан ряд особенностей поведения (запасание корма, возможное участие молодняка в выкармливании потомства, совершенствование приемов преследования, добычи и разделывания жертвы, обучение потомства приемам охоты), которые органично дополняют друг друга и обеспечивают этот высокий уровень.

Многолетние полевые наблюдения позволили автору описать влияние ранжирования особей и наличия новорожденных волчат на состав семейной группы, а также особенности формирования у молодняка поведенческих навыков, направленных на повышение жизнеспособности семьи.

Восхищает энтузиазм автора в достижении поставленной задачи, тонкое оперирование большим объемом фактического материала, последовательность направления исследования и строгий научный подход в разработке проблемы реинтродукции волка.

Особое внимание уделено исследованию ответных реакций волков на различные раздражители естественной среды, формированию сложных комплексов поведения и рассудочной деятельности, обеспечивающих адаптацию и выживание выпущенных на волю зверей.

Книга построена таким образом, что каждая глава – это цельное, законченное исследование. При этом каждая новая логически продолжает уже выполненную работу. Она является по существу первым глубоко научным руководством в решении ключевого для проблемы реинтродукции вопроса – как реабилитировать волчат, попадающих в руки человека в раннем возрасте, а также рождающихся в неволе. Книга может служить и практическим пособием, и справочником с обширной библиографией и предпосылкой к размышлению о проблеме реинтродукции и сохранения крупных млекопитающих в естественной среде их обитания.

На наш взгляд, в книге можно было бы уделить больше внимания конкретным деталям содержания и выращивания зверей. Например, часы и нормы кормления, одежда экспериментатора, участие помощников в содержании животных и т.п. В этой связи наряду с этой книгой было бы целесообразно подготовить краткое практическое руководство непосредственно по правилам выращивания волков, хотя специалист, уже владеющий приемами реинтродукции, найдет в ней практически полный материал, освещающий основные приемы и направления в решении данной проблемы.

Ценность книги Я.К. Бадридзе не ограничивается ее вкладом в решение проблем охраны природы. Не менее важны и некоторые другие ее аспекты. Среди них особо хотелось бы отметить раздел, посвященный изучению рассудочной деятельности волков. В настоящее время представление о роли этого фактора в обеспечении адаптивности поведения животных приобретает всеобщее признание, однако в период выполнения описанных в книге экспериментов такие работы были единичны не только в бывшем СССР, но и за рубежом. Отчетливое понимание роли этого фактора в формировании адаптивности поведения и, следовательно, в успешности реинтродукции волка в природу, привело автора в Московский государственный университет, в единственную лабораторию, где в тот период исследовали данную проблему. Так Я.К. Бадридзе сделался одним из самых последовательных учеников ведущего российского специалиста в области изучения поведения животных Л.В. Крушинского и принял участие в его работах по рассудочной деятельности хищных млекопитающих.

Л.В. Крушинскому и его сотрудникам в многочисленных экспериментах на одомашненных псовых и кошачьих удалось показать, что хищные млекопитающие обладают отчетливыми зачатками мышления. Эти данные были подкреплены опытами на выращенных в неволе волках (а позднее медведях).

Предложенные Л.В. Крушинским методики тестирования (прежде всего, опыт с "ширмой") давали этологам инструмент для оценки уровня рассудочной деятельности животных, органично включенной в репертуар повседневного поведения, в условиях, близких к естественным. Я.К. Бадридзе блестяще реализовал эти возможности.

Он показал, когда и как у молодых волков появляется способность к экстраполяции направления движения пищевого стимула, и какие условия необходимы для ее нормального становления.

Следует отметить также, что Я.К. Бадридзе первым среди последователей Л.В. Крушинского обратился к проблеме онтогенеза рассудочной деятельности и внес в нее значительный вклад. Он определил этапы созревания способности к экстраполяции пищевого стимула и установил, какие факторы среды необходимы для реализации максимально доступного этим животным уровня рассудочной деятельности. Выявление этих условий составило важную часть предложенной автором программы реинтродукции волка в природу.

Нельзя не отметить, что Я.К. Бадридзе удалось глубоко проанализировать один из "проклятых вопросов", неизменно возникающих в связи с проблемой мышления животных – вопрос о соотношении когнитивных процессов разного уровня в обеспечении разумного поведенческого акта. Его данные свидетельствуют, что у шестимесячных волков появляется способность к переносу приобретенного ими опыта обхода непрозрачных преград при преследовании добычи в сходные ситуации. В отличие от этого истинная способность к экстраполяции – когнитивная функция более сложной природы – созревает позднее – только у годовалых животных. Именно взаимодействие этих механизмов обеспечивает надежное многократное решение задач на экстраполяцию у ставших взрослыми животных.

Хотелось бы также отметить широкую теоретическую платформу автора. Так, при анализе рассудочной деятельности волков он обращается и к творческому наследию И.С. Бериташвили, что существенно обогащает предложенную им трактовку этого сложнейшего явления.

В настоящее время показано, что интеллект высокоорганизованных животных достаточно многогранен и позволяет им решать разнообразные и разноплановые задачи. Особенно подробно спектр когнитивных способностей описан у приматов, меньше у птиц, тогда как в характеристике хищных млекопитающих имеется много белых пятен. В этой связи весьма информативен предложенный автором оригинальный тест, который позволили выявить у волков способность прогнозировать результат собственных действий. Это важный вклад в сравнительную характеристику рассудочной деятельности хищных млекопитающих, поскольку этот важнейший критерий разумного поведения был достоверно описан в основном у человекообразных обезьян.

Таким образом, в небольшой по объему книге Я.К. Бадридзе читатель найдет ответы на широкий круг вопросов – от сугубо практических деталей выращивания в неволе полноценных волков до самых сложных аспектов их когнитивной деятельности. Впрочем, не только волков, потому что большинство разработанных приемов и сформулированных положений имеет вполне универсальное значение.

Доктора биологических наук
З.А. Зорина и В.С. Пажетнов

*Светлой памяти своих учителей
отца моего Константина Бадридзе,
Николая Наумова,
Леонида Крушинского –
посвящаю эту книгу.*

Предисловие

Деятельность человека, который в погоне за благами природы забыл о том, что он сам является неотъемлемой ее частью, имела тяжелейшие последствия для животного мира. Человек разделил его представителей на "вредных" и "полезных". Естественно, что в категорию "вредных" были отнесены хищные, т.к. "они едят то, что человек сам мог бы съесть". Уничтожались и "полезные", ведь они "съедобные", впрочем, не только поэтому. Примеров истребления множество: бизон, зубр, горный лев, волк, медведь, ибекс, рысь и многие другие оказались на грани полного исчезновения. На охрану и восстановление этих видов сейчас затрачиваются огромные усилия и средства. Но во многих случаях восстановление вида стало возможно уже только методом реинтродукции в природу животных, выращенных в неволе. Такой процесс – сложная и многогранная проблема. Издание этой книги предоставляет мне возможность поделиться с коллегами 25-летним опытом ее изучения.

Хочу выразить благодарность тем людям, без которых моя работа была бы невозможна, и помощь которых трудно переоценить. Я благодарен покойному ныне профессору Д.И. Бибикову, который не только консультировал меня, но и помог легализовать мои исследования, что в то время в Советском Союзе нелегко было сделать. Благодарен моим друзьям и коллегам: З.Гуриелидзе, Г.Тодуа и Л.Бутхузи, которые после 1979 года подключились к моим исследованиям поведения волка и во многом мне помогли; московским коллегам и друзьям: М.Гольцману, Н.Овсянникову, А.Пояркову, вместе с которыми мы долгими часами обсуждали проблемы поведения и экологии животных. Я искренне признателен доктору Д.Мичу. В свое время, он высылал мне работы иностранных авторов, найти которые всегда было проблемой в Грузии.

Особо хочу поблагодарить Нели Гедеванишвили, которая в течение многих лет выносила жизнь дома со мной и моими волками.

Глубоко признателен госпоже Мари Елен Четвин, основавшей в 1991 году в Швейцарии Фонд MGELI – Fund for the Caucasian Wolf, который оказал мне

неоценимую моральную и материальную поддержку. Без помощи членов этого Фонда, финансовые пожертвования которых позволили мне провести научные исследования, я не смог бы завершить эту работу.

Я выражаю также признательность всем сотрудникам **NACRES – Научно-исследовательского Центра консервации видов** за помощь и участие в работе.

Ясон Бадридзе
Тбилиси.

Введение

Динамика численности видов, составляющих фауну, учитывается с 1660 года. Поэтому именно эту дату Всемирный Союз Охраны Природы (МСОП) официально считает началом учета видов (Fisher, 1969). В 1996 году МСОП издал Красный Список (IUCN, 1996), который отражает степень угрозы каждому виду. Для того, чтобы ясно представить себе эту ситуацию, приведем таблицу 1.

C lass	X	W	R	N	U	R:cd	R:nt	D
M ammalia	6		69	15	12	5	98	09
A ves	04		68	35	04	1	75	6
R eptilia	0		1	9	53		9	4
A mphibia			8	1	5		5	2
S ubtotal	15		96	40	544	9	577	91

Таблица 1.

Статус наземных позвоночных животных по классам (по IUCN, 1996).

EX – исчезнувший;

EW – исчезнувший в природе;

CR – находящийся на критической грани исчезновения;

EN – находящийся на грани исчезновения;

VU – уязвимый;

LR:cd – низкого риска: зависит от консервации;

LR:nt – низкого риска: близок к риску;

DD – статус не изучен.

В первом издании Красной Книги Грузинской ССР (1982) 65 видов животных отнесены к категории редких и находящихся на грани исчезновения. В настоящее время готовится к изданию новая Красная Книга Грузии, в которую внесено уже 154 вида, но и этот список, к сожалению, нельзя назвать полным.

Следует отметить, что официально зарегистрированное количество исчезающих и находящихся на грани исчезновения видов не отражает реальной картины, потому что, за редким исключением, практически не учитываются подвиды и географически изолированные формы. Исчезновение некоторых видов животных, в основном, предопределено двумя причинами: природными явлениями (экологические катаклизмы и старение вида) и влиянием человека. Причем лишь 25% видов исчезли в результате естественных причин, а исчезновение остальных 75% стало следствием деятельности человека. Эта ситуация не только не улучшается, но продолжает усугубляться. На сегодняшний день все виды, находящиеся на критической грани исчезновения, достигли ее по вине человека. К сожалению, Грузия в этом плане не стала исключением, как это следует из графика, отражающего динамику численности некоторых крупных млекопитающих в Восточной Грузии (рисунок 1).

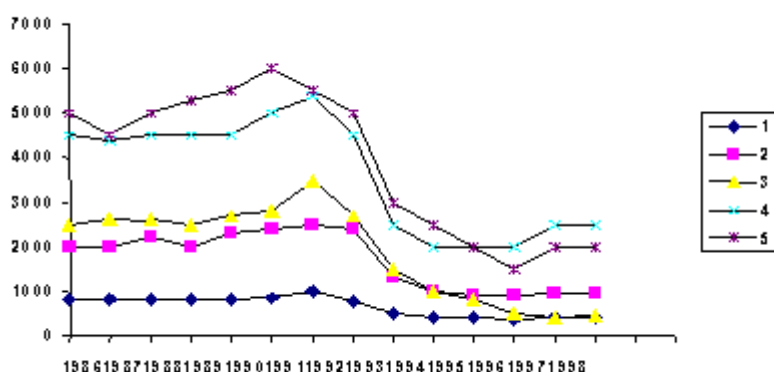


Рисунок 1.

Динамика численности медведя (1), серны (2), оленя (3), косули (4) и дагестанского тура (5) в восточной Грузии.

X – годы ; Y – численность.

Согласно графику, за период с 1991 по 1997 год численность крупных млекопитающих катастрофически снизилась, что объясняется, прежде всего, беспрецедентным браконьерством. На первый взгляд удивителен рост численности животных в период 1988 – 1991 годов. Причина этому – резкое ухудшение общей экономической ситуации, она отразилась и на браконьерах, для которых охота стала проблемой. Судя по имеющимся до 1985 года данным, пресс браконьерства удерживал численность животных примерно на одном уровне. Катастрофическое уменьшение числа представителей грузинской фауны приходится на период после 1991 года, т.к. в ходе гражданской войны в руки населения попало большое количество автоматического оружия, и на фоне безнаказанности началось беспрецедентное браконьерство.

Анализ антропогенного воздействия на животный мир показал, что существует несколько причин сокращения численности или исчезновения видов животных: 1) неконтролируемая охота; 2) объявление "вредными" различных видов животных; 3) введение в регион новых нехищных видов, составляющих конкуренцию аборигенам; 4) введение в регион новых хищников; 5) уничтожение мест обитания вида. Анализируя существующую ситуацию становится очевидным, насколько важно не только остановить процесс сокращения количества видов животных, но

и приложить все усилия для восстановления редких и находящихся на грани исчезновения. От этого, кстати, прямо зависит и повышение устойчивости экосистем, уровень которой определяется многообразием составляющих их видов.

К сожалению, в настоящее время в Грузии численность представителей большинства видов, находящихся на грани исчезновения, настолько мала, что для их восстановления недостаточно осуществления лишь охранных мероприятий. Так, у нас осталось около десяти особей полосатой гиены – *Hyena hyaena*, несколько особей переднеазиатского леопарда – *Pantera pardus tuliana* и т.д. Причины этого ясны.

Надо подчеркнуть, что в Грузии, как и в целом на Кавказе, восстановление видов, находящихся на грани исчезновения, возможно только методом реинтродукции выращенных в неволе животных, так как виды и подвиды этой категории обитают только на Кавказе. Исключением являются несколько видов, в том числе полосатая гиена (*Hyena hyaena*), которая распространена и в Африке, и в Азии. Однако, следует отметить, что таксономическая дифференциация этого вида практически не изучена. Но даже если допустить, что кавказская и среднеазиатская гиены не отличаются друг от друга, применить метод транслокации для ее восстановления в Грузии все равно невозможно из-за столь же низкой численности этих животных в Средней Азии. Приходится признать, что в мире уже немало регионов, где единственным способом восстановления исчезающих видов может быть метод реинтродукции выращенных в неволе животных.

Вот уже несколько десятков лет во многих странах мира проводятся исследования редких и исчезающих видов для разработки методов их восстановления. Анализ существующего материала показал, что в настоящее время разработано три основных метода:

1. целенаправленная охрана миграционных путей, по которым возможно проникновение из соседних районов редких и находящихся на грани исчезновения видов животных;
2. транслокация, т.е. отлов животных в тех регионах, где их численность находится в пределах нормы, и перевоз их в те районы, где данный вид исчез или находится на грани исчезновения (IUCN, 1987; Rathbun, 1989 и др.);
3. реинтродукция – размножение животных в неволе и последующее возвращение их в природу (IUCN, 1998; UFAW, 1992; Stuve, 1989; Soorae, 1997; Пажетнов, 1999 и др.).

Ясно, что первый метод, как самый естественный и экономичный, является наиболее приемлемым. Но, к сожалению, использовать его не всегда удастся, так как процесс сокращения численности животных принимает глобальный и интенсивный характер. Так, например, горная горилла сохранилась только в единственном регионе Африки и к тому же ее численность настолько мала, что о ее естественном расселении говорить не приходится. В этой ситуации неприменим и метод транслокации. В большинстве стран Западной Европы исчезли волк и рысь, а ближайшие популяции этих видов находятся столь отдаленно, что их

естественная миграция маловероятна или исключается вовсе, как например, на Британские острова.

Невозможно использовать методы охраны естественных миграционных путей и транслокации и в случае эндемичных для региона видов и подвидов. Примером тому могут быть распространенные только в Кавказском регионе и находящиеся на грани исчезновения рысь (*Felis (Lynx) lynx orientalis*), безоаровый козел (*Capra aegagrus*), тур (*Capra cylindricornis*) и др. Подобных примеров можно привести множество.

Успешно решается проблема создания резерватов редких и находящихся на грани исчезновения видов животных для сохранения генофонда. Неоценимый вклад в разработку этой проблемы внес известный английский натуралист Джеральд Даррелл. Параллельно с этим проводятся эксперименты по реинтродукции в природу выращенных в неволе животных. Этот метод, особенно в применении к крупным хищникам, сопряжен со сложными проблемами (Бадридзе, 1987а,б; Hanshaw et al, 1979; Howard, 1981; Bomer, 1985; Phillips, 1988, 1989, 1990 (a,b,c); Phillips, Parker, 1989; Stuve, 1989; Rees, 1990; Badridze, 1991, 1994; Badridze et al, 1992).

Анализ литературного материала и собственного опыта показал, что реинтродукция в природу и дальнейшее благополучное обитание на свободе выращенных в неволе пресмыкающихся, некоторых видов птиц, а также мелких млекопитающих не представляет особой сложности. Что же касается крупных млекопитающих, их реинтродукция связана со многими серьезными проблемами. Так, неудачей завершились эксперименты Хеншоу и его сотрудников (Hanshaw et al, 1979) по реинтродукции выращенных в неволе волков. Произошло это по следующим причинам:

1. во-первых, у волков не было сформировано полноценное охотничье поведение, так как в подготовительный период им давали возможность нападать только на предварительно умерщвленных, подвешенных в естественной позе карибу;

2. во-вторых, волки не избегали посторонних людей (охотников). В результате на воле выжили только те особи, которые смогли присоединиться к группе диких волков.

Говард (Howard, 1981) пытался реинтродуцировать гепардов в естественную среду обитания. Анализируя полученные результаты, автор отмечает ряд отрицательных сторон эксперимента. В частности, реинтродуцированные животные не избегали людей, близко подходили к поселениям, разоряли курятники и скотные дворы, что создавало опасные конфликтные ситуации и для них самих, и для человека. Кроме того, они не умели выбирать подходящую жертву. Гепарды часто пытались нападать на жирафов, диких буйволов, антилоп гну, водяных козлов или ядовитых змей, что приводило их к травмам, а то и к гибели. По мнению автора, в

дальнейших экспериментах следует исключить возможность любых контактов животных с людьми. Мы, со своей стороны, добавим, что *к моменту реинтродукции необходима специализация хищников на определенный вид жертвы.*

На первый взгляд, успешнее осуществляется реинтродукция американского красного волка – *Canis rufus* (Phillips, 1988, 1989, 1990 a,b,c; Phillips, Parker, 1989; Rees, 1990). Однако при ближайшем рассмотрении оказывается, что и здесь есть непростые проблемы. Хотя звери, хотя и смогли освоить охоту на жертву средних размеров, но так и не преодолели тягу к человеческим поселениям, что часто становилось причиной их гибели. Следует отметить, что в районах реинтродукции (Северная Каролина) местное население практически не держит домашний скот, чем и объясняется отсутствие конфликтов из-за хищничества (с хищниками), проблемы хищничества. Но они, безусловно, возникнут, как только волки появятся в животноводческих районах. Некоторые из вышеуказанных проблем возникают и при реинтродукции крупных нехищных млекопитающих. Так, по данным Бомера (Bomer, 1985), после реинтродукции шимпанзе на остров Рубондо возникли серьезные проблемы взаимоотношений животных с местным населением. Шимпанзе не избегали людей, что часто приводило к конфликтам. Согласно данным Стюви (Stuve, 1989), у реинтродуцированных ибексов (*Capra ibex*) наблюдалась постоянная тяга к поселениям человека, поэтому очень сложно было удерживать их в районах реинтродукции.

Бreitenmoser и соавторы (Breitenmoser et al, 2001), на мой взгляд, дают печальную статистику результатов реинтродукции некоторых хищных млекопитающих. Так, например: из 21-го проекта по реинтродукции псовых удачными оказались 8, неудачными 10, сомнительный результат в 2-х, а неизвестный в 3-х случаях.

Следует отметить, что, в имеющейся мировой литературе мало данных о реинтродукции в природу выращенных в неволе крупных млекопитающих. Несмотря на это выявляются следующие общие проблемы:

- **Выращенные в неволе крупные млекопитающие (хищные и нехищные) не только не избегают незнакомых людей, но и стремятся к населенным пунктам. По понятным причинам это увеличивает вероятность гибели животных. К тому же, в случае хищных млекопитающих возникает опасность конфликта с людьми и, как следствие, – враждебность человека к восстанавливаемому виду.**
- **У выращенных в неволе крупных хищных не было сформировано полноценное охотничье поведение, что приводило либо к голодной смерти хищника, либо к тому, что он начинал охотиться на домашних животных.**

Следует обратить внимание еще на одну важную проблему, которая неоднократно обсуждалась на симпозиумах и конференциях, но не нашла отражения в литературе. На симпозиумах в Канаде (1982 г.) и Испании (1993 г.), участниками которых мы были, большое внимание уделялось обсуждению механизма денежной компенсации населению за ущерб, нанесенный реинтродуцированным хищником. В бюллетене программы восстановления мексиканского волка (Mexican Wolf Recovery Program, April, 1998) даны инструкции "What to do" на те случаи, если волк нанес ущерб фермерам или оказался на территории частных владений. В июльском же номере (Mexican Wolf Recovery Program, July, 1998) содержится информация о фактах нападения волка на домашних животных и случаях его непосредственного конфликта с человеком, окончившихся гибелью хищника. Подытоживая все эти сведения, можно сравнительно полно представить себе комплекс вопросов, связанных с восстановлением видов крупных млекопитающих и хищных в частности. Помимо указанных проблем, абсолютно не изучена реакция копытных на процесс восстановления хищных. В связи с этим очень важно определить темп реинтродукции и единовременную численность группы реинтродуцируемых крупных хищных.

Необходимо учесть и имеющийся в литературе небольшой материал относительно реакции диких животных на человека. В свое время Уильям ПрUIT в письме к А.Н. Формозову (см. Формозов, 1976) описал реакцию волка, с которым ему довелось встретиться на необитаемом острове Девон. До этого случая волк никогда не видел человека. Фотография, сделанная с расстояния двух метров, свидетельствует о буквально исследовательском интересе, проявленном волком к двуногому существу. Сам автор пишет, что волк "собирался играть подобно собаке".

В свое время мы описали звуки, которые издает дикий волк при опасности (Бадридзе, 1987 а,б, 1997; Badridze et al, 1992). Такие же звуки, так называемый "фыркающий лай", волки издают, когда чувствуют запах человека, его следа или слышат его голос. Подобное явление было ранее описано М. Павловым (1976) и А. Никольским с соавторами (1986).

Наблюдения за выращенными в неволе волками, имеющими потомство, а также за дикими волками в природе показали следующее: при сопряжении вышеописанных звуков родителей с признаками человека (запах, голос или комплексное восприятие) у щенков, вырабатывается генерализованная реакция избегания человека по принципу обучения с одной пробы – one trial (Бадридзе, 1987а,б, 1997; Badridze et al, 1992). В дальнейшем при самостоятельном восприятии признаков человека у щенков развивается полноценная реакция избегания.

Чтобы полностью очертить круг проблем, связанных с реинтродукцией крупных млекопитающих в естественную среду обитания, необходимо выяснить, какими поведенческими элементами должны обладать животные для их успешной реинтродукции в природу.

На основе приведенного выше материала можно сделать вывод, что метод реинтродукции в природу крупных млекопитающих фактически не разработан. Тут необходимы фундаментальные исследования. Интересно, что некоторые из них, на первый взгляд, непосредственно к проблеме реинтродукции не имеют никакого

отношения. Поэтому целью нашего исследования было изучение закономерностей формирования поведения некоторых крупных млекопитающих, чтобы в дальнейшем, опираясь на эти закономерности, разработать методику реинтродукции.

Анализ литературного материала показал следующее:

1. **К моменту реинтродукции у хищника должно быть сформировано не только полноценное охотничье поведение, необходима его специализация на естественный для данного хищника вид жертвы.**
2. **Территория, выбранная для реинтродукции, должна быть хорошо знакома реинтродуцируемому животному.**
3. **У животного должна быть выработана прочная реакция избегания незнакомых людей ("знакомые", т.е. исследователи должны иметь возможность наблюдения), что предостережет его от браконьеров и возникновения конфликтной ситуации с представителями местного населения.**
4. **Реинтродуцируемые животные не должны нападать на домашних животных, что предотвратит возникновение антагонизма к ним со стороны местного населения и избавит от необходимости компенсации фермерам в случае урона, нанесенного хищником.**

Наряду с этим необходимо, чтобы животные, отобранные для реинтродукции, были полноценными с точки зрения сформированных в неволе поведенческих комплексов, таких, как пищевой (включая пищедобывательный), социальный и репродуктивный. Наряду с этим необходимо не только знание закономерностей постнатального формирования рассудочной деятельности, но и создание таких условий для развития животных, при которых эта врожденная способность будет полноценно формироваться.

* * *

Для выбора оптимального метода исследования следует очертить те основные принципы, на базе которых возможна его дальнейшая разработка, а также избрать модельный вид. Он должен обладать следующими признаками: быть представителем отечественной фауны, иметь высокоразвитую психику и, желательно, совершенную социальную организацию. Последнее требование усложняет достижение поставленной цели, но при положительном результате обеспечит возможность применения этого метода к любым видам наземных крупных млекопитающих. Именно с учетом этих требований *в качестве модельного вида нами был выбран волк*. Для успешной реинтродукции в природу выращенных в неволе хищных млекопитающих у них должно быть сформировано полноценное охотничье поведение. Кроме того, хищник должен хорошо знать район будущей реинтродукции. Последнее объясняется необходимостью знания мест, выгодных для засады, возможных направлений выгона жертвы и основных путей ее круглосуточных перемещений.

Исходя из вышесказанного, во время подготовительного периода значительное время следует уделить освоению животным будущего места обитания.

Очевидно, что реализация реакции избегания любого типа возможна только на базе эмоциональной реакции страха. Понятно, что у выросшего в неволе животного выработать данную реакцию на базе естественного звукового раздражителя невозможно. Поэтому единственный путь – вызывать страх искусственно. Достичь этого можно двумя методами: I).электрическим раздражением соответствующих структур лимбической системы мозга; II) на базе эмоциональной реакции, возникающей на фоне боли, вызванной электрическим раздражением кожи.

В обоих случаях необходимо проведение полевых экспериментов, во время которых у животных должна быть возможность свободного передвижения. Поэтому тут требуется использование радиоуправляемых электростимуляторов.

Мы остановили свой выбор на втором методе, потому что он: а) не требует изготовления стереотаксического атласа мозга, что предполагает умерщвление большого количества животных, б) он более пригоден в полевых условиях. Очевидно, что болевое раздражение можно отнести к негуманным формам обращения с животными. В свое время И.Бентам (см. Игнатовская, 1988) писал, что "при этической оценке наших действий по отношению к любому существу, первое, что нам приходит в голову, это – может ли оно страдать?" (с.234). Это, конечно, истина, но вспомним случаи, когда хирургу в экстремальных ситуациях приходится делать операцию без наркоза, и это не считается аморальным. Процесс исчезновения вида – тоже экстремальная ситуация, и если возможно его спасение за счет причинения кратковременных неприятных ощущений нескольким десяткам особей, то не стоит отступать перед этим. Если принять данную позицию, то в процессе реинтродукции станет возможным выработать у животных реакцию избегания незнакомых людей и угасить хищническую реакцию на любых домашних животных. Это позволит исключить антагонизм местного населения к восстанавливаемому виду.

Материал и общая методика

Приведенный в данной работе материал собран с апреля 1974 года по февраль 1995 г. включительно. Исследования проводились на содержащихся в неволе 96 волках (*Canis Lupus cubanensis* Ognev, – 12 групп) до 1-месячного возраста, из них на 78 волках (10 групп) – они продолжались до 5-месячного возраста, а над 39 животными (9 групп) – до их полового созревания и впоследствии.

Эксперименты и наблюдения проводились как в полевых условиях, так и в вольерах (100 кв. м). Для сравнительного этологического анализа мы приводим материал, полученный в результате наблюдений за следующими животными: 3 тигра (*P.t. atlaica* – 1 самец и 1 самка; *P.t. corbetti* – 1 самец), 3 леопарда (*Pantera pardus* – 1 самка и 2 самца), 20 сторожевых собак, агрессивных к незнакомым людям (10 групп, от рождения до достижения половой зрелости); 24 взрослые козы, 16 овец, 11 лошадей и 16 ослов.

Непосредственно к реинтродукции готовили 22 выращенных в неволе волка (4 группы). Причину, по которой был избран именно этот вид, мы обосновали выше. Кроме того, наблюдения проводились и за шестью семьями дикоживущих волков, привыкших к моему присутствию (продолжительность наблюдений – 1463 часа). Под наблюдением также находились 7 диких рысей с котятами (*Felis (lynx) lynx orientalis* – 2 часа), 860 самок оленей с оленятами (*Cervus elaphus maral*), 300 дагестанских туров с козлятами (*Capra cylindricornis*) и 37 стай одичавших собак (общая продолжительность наблюдений за последними – 584 часа). Одним из способов анализа полученного материала было сравнение данных, полученных на различных видах (диких, выращенных в неволе и домашних). Необходимость этого продиктована тем, что поведение выращенных в неволе животных может видоизменяться. Кроме того, при наблюдении за дикоживущими животными, вследствие естественных трудностей, не всегда удастся полноценно проследить закономерности формирования поведения. Поэтому наиболее полную возможность выявить общие закономерности формирования и развития поведения дает сопоставление материалов, полученных обоими методами. Во всех случаях достоверность полученного материала рассчитывали по *t* критерию Стьюдента (Лакин, 1980).

РАЗДЕЛ 1. ОТБОР ЖИВОТНЫХ ПО ПОВЕДЕНЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

Обсуждаемые в данном разделе вопросы касаются в основном поведенческих признаков волка, так как именно он был для нас модельным видом. Естественно, что для исследования проблемы реинтродукции в природу выращенных в неволе других видов крупных хищных млекопитающих придется рассматривать другой спектр поведенческих элементов и, соответственно, производить отбор на основе признаков их сформированности.

Глава 1.1 Значение техники искусственного выкармливания новорожденных хищных млекопитающих для формирования поведения взрослых.

Поведенческие реакции, сформированные к моменту рождения незрелорождающихся животных и способствующие их первому контакту с окружающей средой, довольно немногочисленны и, судя по литературным данным (Уждавини, 1958; Уждавини, Шепелова, 1966; Слоним, 1967, 1976; Хайнд, 1975; Бадридзе, 1982, 1983 б, 1985, 1987 а,б; Harlow & Zimmerman, 1959 и др.), довольно хорошо изучены. Они "как бы пригнаны к условиям существования сразу же после рождения" (Уждавини, Шепелова, 1966, с.106). О подготовленности реакций новорожденных к экологии вида писал и академик П.К.Анохин (1962). Опыты, проведенные в лаборатории А.Д.Слонима (1976), показали, что наиболее выражены, запрограммированные в эмбриональном периоде реакции на кормящую мать. Авторы установили, что можно не только наблюдать врожденные реакции на мать как на внешний фактор, но и моделировать эти внешние факторы. Подобное моделирование проводили и мы (Бадридзе, 1983 а,б; 1985, 1987 а,б). Такой подход способствует выявлению тех раздражителей, на которые возникают конкретные реакции новорожденного животного, что позволяет заполнить пробелы в изучении экологии неонатального периода тех видов, условия обитания которых не дают или ограничивают возможность исследований.

Даже в таких значительных работах, как исследования Фокса (Fox, 1971) и Мича (Mech, 1970), касающихся поведения и экологии представителей семейства Canidae и, в частности, волка, нет каких-либо существенных данных об экологической адекватности поведения новорожденных животных. Это можно объяснить большой сложностью наблюдений в природе за контактом новорожденных животных (особенно рождающихся в логове) с матерью и остальной внешней средой, в ответ на воздействие которых развиваются строго определенные врожденные реакции. В лабораторных условиях Фокс (Fox, 1964, 1971) детально исследовал и описал неонатальные реакции Canidae и, в том числе, волка. К сожалению, ни в одной из упомянутых работ нет данных о том, какую роль играет полноценная реализация неонатальных реакций для формирования нормального поведения в постлактационном периоде. Поэтому в данной главе мы попытаемся показать значение полноценной реализации врожденных поведенческих элементов, связанных с процессом питания новорожденных хищных млекопитающих для дальнейшего формирования поведения в пределах нормы.

Материал и методика

Эксперименты проводили на 96 новорожденных волчатах, 67 щенках собак (далее – щенки), 30 новорожденных котят. 10 волчат, 15 щенков и 10 котят были взяты у матери в момент рождения. Возраст отнятия от матери 37 волчат и 15 щенков составлял до 40 часов, а 49 волчат и 37 щенков – 7-10 дней. Всех животных вскармливали с помощью бутылок с соской. Во время кормления 20 волчат и 15 щенков (I контрольная группа) на бутылку с соской надевали диск, диаметр которого составлял 200 мм (рис. 2А), чтобы у новорожденных была возможность упираться лапами во время сосания. Прокол в соске был таков, чтобы не позволять молоку вытекать без сосательных усилий.

10 волчат, 15 щенков и 10 котят (I экспериментальная группа) с момента рождения кормили из сосок без диска, тем самым лишая их возможности упираться во что-либо передними лапками. Остальных котят до окончания лактационного периода вскармливала мать.

Во всех случаях у основания бутылки было проделано отверстие диаметром 1 мм для уравнивания давления во время сосания внутри бутылки с атмосферным. Значение этого в свое время было описано (например, Бадридзе, 1987 а,б).

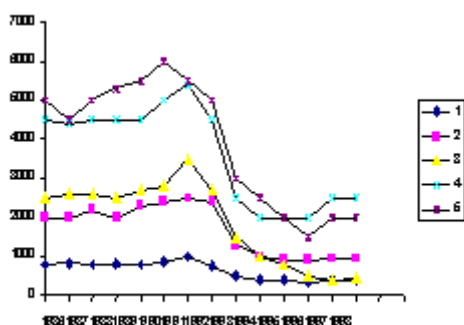


Рисунок 2.

Типы применяемых сосок (А,Б,В). 1. Диск; 2. Прокол; 3. Отверстие – 2мм; 4. Отверстия.

При вскармливании животных II экспериментальной группы (10 волчат и 10 щенков, отнятых у матери в возрасте 6-40 часов) также применяли два типа сосок: I тип – с проколом, который не позволял молоку вытекать без сосательных усилий, тем самым приближая процесс сосания к естественному (рис. 2Б) и II тип – с отверстием диаметром 2 мм (рис. 2В). При сосании соски с большим отверстием детенышам не приходилось прилагать значительных усилий, и желудок у них наполнялся после двух-четырех сосательных движений.

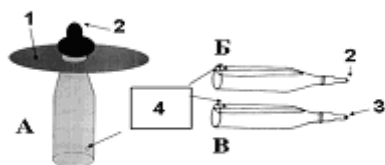


Рисунок 3.

Приспособление, имитирующее тело матери.

1-резервуар с молоком; 2-трубки, проводящие молоко; 3-резиновый баллон с водой 36-38°C; 4-кроличья шкурка; 5-искусственные сосцы.

Остальных животных (II контрольная группа, 56 волчат и 27 щенков) вскармливали с помощью сконструированной нами установки, имитирующей тело матери. Установка представляла собой покрытый кроличьими шкурками изогнутый дугой резиновый баллон (рис.3). Сосцы прикреплялись к баллону со стороны меньшего радиуса. Они соединялись мягкими пластиковыми трубками, пронизывающими баллон. В полость баллона заливалась теплая вода (36-38 градусов), которая нагревала находящееся в трубках молоко. Пастеризованное молоко для вскармливания щенков и волчат приготавливали из молочного порошка, имитируя концентрацию собачьего молока (Барабаш – Никифоров, Формозов, 1963).

В результате наблюдения за животными в условиях искусственного вскармливания нами были изучены следующие вопросы:

1. Влияние полноценной реализации "реакции массажа лапками молочной железы" во время сосания на формирование психически уравновешенного взрослого животного.
2. Влияние скорости поступления молока во время сосания в первую неделю жизни на дальнейшее формирование порога сенсорного насыщения.

Полученные результаты и их обсуждение

В свое время мы показали, что "реакция массажа лапками молочной железы" во время сосания в постлактационный период трансформируется в манипуляторную активность при разделке пищи (Бадридзе, 1982, 1983 б, 1985, 1987 а,б. Рис. 4 А, Б).

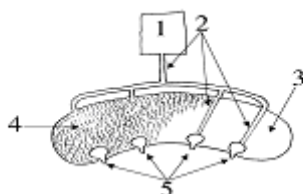


Рисунок 4.

Функциональная трансформация реакции массажа лапками молочной железы во время сосания.

А – лактационный период;

Б – постлактационный период.

"Реакция массажа лапками молочной железы" во время сосания представляет собой результат последовательного сокращения разгибательных и сгибательных мышц передних конечностей. В наших экспериментах, когда животных лишали возможности упора лапками во что-нибудь (I экспериментальная группа – 15 щенков, 10 волчат и 10 котят), у них появлялось тоническое напряжение передних конечностей. Это выражалось в растопыривании пальцев и развитии одновременного напряжения сгибательных и разгибательных мышц. Подобное состояние продолжалось до окончания акта сосания. Те новорожденные (I и II контрольные группы), у которых постоянно была возможность опираться на что-либо передними лапками (бутылочка с диском, либо прибор, имитирующий тело матери), осуществлялась нормальная "реакция массажа лапками", т.е. последовательное сокращение реципрокных мышц передних конечностей.

В возрасте, когда хищники переходят на полный мясной рацион (40-50 дней), животным начали давать по крупному куску мяса. При первом же его предъявлении все животные контрольных групп начинали его разделять причем с первого же момента все манипуляционные движения лап были полностью координированы.

Иная картина наблюдалась в I экспериментальной группе. Здесь для формирования координированной манипуляторной активности требовалось 3-4 дня. У этих животных заметно проявлялось т.н. "переступание лапами на месте". Параллельно с этим, животные время от времени растопыривали пальцы. Со временем тик ослабевал, но в малозаметной форме сохранялся до конца эксперимента. Кроме того, у всех животных в течение всего периода наблюдений

была заметна эмоциональная неуравновешенность, что проявлялось в сравнительно низком пороге оборонительного поведения и частых фрустрациях. Эти индивиды часто создавали в группе (с т.н. нормальными) конфликтные ситуации. Соотношение животных контрольной и экспериментальной групп, провоцирующих конфликт, составляло 1/1,25. Волчата и щенки контрольных групп развивались эмоционально нормальными и способны были создать группу с социальными отношениями в пределах нормы.

До обсуждения возможных причин подобного различия считаем нужным напомнить данные, приведенные Г.Шепердом (1987), согласно которым импульсация от мышечных и суставных рецепторов поступает через таламус в соответствующую область коры головного мозга. Общеизвестно, что у незрелорождающихся млекопитающих формирование мозговых систем продолжается после рождения и, судя по всему, оптимальный уровень центrostремительной импульсации имеет большое значение для их нормального формирования и функционирования. Во время сосания у животных I экспериментальной группы постоянно развивалось тоническое напряжение мышц передних конечностей, что должно было определять центrostремительную гиперимпульсацию к соответствующим мозговым структурам.

Из сказанного можно предположить, что в период формирования мозговых систем подобная гиперимпульсация может создавать очаги с постоянно высоким уровнем возбуждения, что, в свою очередь, влияет на уровень эмоциональной уравновешенности животного. Из приведенного материала следует, что **животные, выращенные при подобных условиях питания в неонатальном периоде, не могут быть пригодными для дальнейшей их реинтродукции.**

Сравнивая различия в уровне эмоциональной уравновешенности между животными I экспериментальной и контрольными группами, можно заключить, что из-за невозможности нормальной реализации "реакции массажа лапками молочной железы во время сосания" (I экспериментальная группа), развивается одновременное тоническое напряжение всех групп мышц передних конечностей, вызывает возникновение в мозгу очагов постоянно высокого возбуждения. Судя по всему, это и стало причиной эмоциональной неуравновешенности животных этой группы. Животные же контрольных групп имели возможность реализации данной реакции, что, по видимому, и определило нормальное формирование их эмоциональной возбудимости, т.к. у них в мозгу не возникают очаги с постоянно высоким возбуждением.

Как было сказано ранее, животных II экспериментальной группы кормили с помощью сосок с отверстием диаметра 2 мм. У волчат и щенков, вскармливаемых из такой соски, желудки наполнялись после нескольких сосательных движений, в течение 0,5 минуты (60-80 мл). Во время подобных экспериментов все животные, несмотря на быстрое наполнение желудка, продолжали проявлять сосательную активность. В свое время нами было показано, что у новорожденных щенят и волчат пищевая мотивация возникает к концу первой недели жизни (Бадридзе, 1987 а,б), а до этого процесс приема пищи осуществляется за счет потребности в реализации сосательной активности. Животные этой группы продолжали принятие чрезмерного количества пищи и после формирования пищевой мотивационной

системы. Стремление к перееданию сохраняется в течение всей жизни, что создает постоянные внутригрупповые конфликты на почве конкуренции за пищу. В свое время было показано (Анохин, 1962; Бакурадзе, Чхенкели, 1970 а,б; Бадридзе, 1987 а,б и др.), что включение центральных механизмов головного мозга, тормозящих акт питания, происходит за счет сенсорного насыщения, т.е. центростремительной импульсации, возникающей при растяжении стенок желудка.

Анализируя полученный нами материал, можно заключить, что чрезмерный прием пищи в раннем неонатальном периоде может увеличить объем желудка и, следовательно, порог сенсорного (первичного) насыщения, что и определяет развитие относительной гиперфагии. Такие животные активно конкурируют из-за пищи до наступления вторичного насыщения, чем постоянно создают конфликтную ситуацию во время еды. Вместе с тем у них, как правило, не развивается поведение запасаения пищи, значение которого будет обсуждаться в следующей главе.

Из всего вышесказанного следует, что для нормального развития новорожденных животных, отлученных от матери, решающее значение имеют т.н. "технические" условия при приеме пищи, которые максимально должны быть приближены к естественным. Животные, выращенные в иных условиях, не могут быть пригодны для реинтродукции, т.к. не способны поддерживать в группе полноценные социальные взаимоотношения.

Из полученного нами материала можно сделать следующий основной вывод – **при искусственном вскармливании хищных млекопитающих для нормального формирования поведения особое значение имеет неонатальный период, который в значительной мере определяет дальнейшее развитие поведения в пределах нормы или патологии.**

В частности:

1. для формирования оптимального уровня эмоциональной возбудимости большое значение имеет возможность полноценной реализации реакции "массажа лапками молочной железы во время сосания";
2. для исключения высокого порога сенсорного насыщения и, исходя из этого, высокого уровня конкурентных ситуаций в группе во время питания, необходимо условия выкармливания животных максимально приблизить к естественному процессу сосания.

Глава 1.2.

Поведение запасаения пищи

Запасание корма является одним из врожденных видов пищевого поведения, широко распространенного среди животных (Свириденко, 1957; Слоним, 1967; Хайнд, 1975 и др.) Из хищных млекопитающих пищей запасаются собаки, волки, лисицы и др. (Мертц, 1953; Кудактин, 1977; Поярков, 1980; Корытин, 1981; Jeselnik, Brisbin, 1980 и др.) Наиболее полные из имеющихся в литературе сведений по этому вопросу можно найти у Мича (Mech, 1970), однако и их явно

недостаточно для исчерпывающего понимания феномена запасаения пищи волками.

Мич также подчеркивает, что о запасаении волками пищи и о том, как это происходит, известно очень мало. Упоминания об этом поведении волка содержатся и в работах Н.А. Зворыкина (1936) и Б.Т.Семенова (1979). В свое время мы изучали закономерность формирования поведения волков при запасаении пищи, зависимость способа транспортировки запасаемой пищи от социального статуса особи и специфику памяти на местонахождение кладовых (Бадридзе, 1979, 1987 а,б; Бадридзе и соавт., 1997). К сожалению, мы не встречали в литературных источниках данных, касающихся значения данного вида поведения как для индивида, так и для всей группы в целом и, исходя из этого, для всей популяции. Неизвестно также, может ли существовать естественная патология в формировании данного поведения. Мы имеем в виду естественную патологию, так как причины, из-за которых не формируется поведение запасаения пищи при искусственном выкармливании новорожденных животных, уже обсуждались в главе 1.1.

Поэтому в данной главе будут освещены вопросы, касающиеся значения поведения запасаения для пищевого благополучия индивида, группы и, исходя из этого, для популяции в целом. Изучение данного вопроса должно иметь большое значение для отбора животных по признаку сформированности этого поведения к моменту реинтродукции в природу.

Материал и методика

Наблюдения проводили на 78 ручных волках, выращенных в неволе с первых дней жизни до 5-месячного возраста, а на 39 из них – до полового созревания. Помимо этого приведен материал наблюдений за 4 семьями диких волков, приученных к моему присутствию (820 часов наблюдений). Забегая вперед, скажем, что в этой же главе обсудим материал о поведении запасаения, полученный на реинтродуцированных нами четырех группах волков.

Полученные результаты и их обсуждение

Наблюдения за ручными волками показали, что поведение запасаения сформировалось только у 68 волчат. Следует отметить, что из 10 животных, у которых данный вид поведения не сформировался, 8 входили в экспериментальную группу, и причиной несформированности поведения запасаения в этом случае была, по-видимому, невозможность осуществления "массажа лапками молочной железы" во время сосания. Два волчонка были представителями контрольной группы, порог сенсорного насыщения в которой сформировался в пределах нормы. Исходя из сказанного, причины несформированности данного поведения у этих животных надо искать во врожденном дефекте, природа которого нам пока непонятна. Мы учитываем этот факт для дальнейшего обсуждения вопроса значимости поведения запасаения пищи у волков.

В свое время мы установили (Бадридзе, 1987 а,б), что при достаточном количестве добычи, волки после еды 3-4 раза прячут пищу. Надо отметить, что

каждый волк запасает от 0,5 до 3, а иногда до 6 кг мяса (последнее зарегистрировано только 4 раза). Средний же вес запаса составлял около 2 кг без учета указанного максимального количества (всего проведено замеров веса содержимого 560 кладовых). Было определено среднее количество особей в группе дикоживущих волков, которое близко к 6 (проведены учеты 83 стай волков; учитывались только взрослые и переярки, т.к. количество запасаемой волчатами пищи менялось в зависимости от их возраста). Если принять число 6 как среднее количество индивидов в стае, то при достаточных размерах жертвы можно представить приблизительное количество запасаемой пищи, которое составит около 36 кг при 3-кратной реализации поведения запасаения каждым индивидом.

Наблюдения за дикими и реинтродуцированными нами волками показали, что из остатков их трапезы другие плотоядные подбирают, в первую очередь, недоеденные куски, оставшиеся на поверхности. Нанесенные ими потери невелики. В интервалах между охотой волки часто наведываются к запасенной пище. Наши наблюдения в этом плане вполне соответствуют приведенным в литературе данным, которые убедительно показывают, что волки в неблагоприятные для охоты периоды используют кладовые, расположенные в районе добывания пищи (например: Поярков, 1980).

Необходимо отметить, что, когда прибылым исполняется 3 месяца, родители в интервале между удачной охотой часто приводят волчат к месту предыдущей трапезы, где они остаются в течение нескольких дней и полностью утилизируют все запасы. Подобное мы постоянно отмечали, наблюдая за дикими и реинтродуцированными нами волками. Даже если учесть, что 3-4-месячные волчата за счет мышкования и ловли насекомых могут на 50% обеспечить себя пищей (о чем пойдет речь во втором разделе), то можно представить значение запасаения пищи взрослыми индивидами как фактора, обеспечивающего волчатам максимально возможную стабильность кормовой базы.

Естественно возникает вопрос – что же происходит, когда размер добычи недостаточен для запасаения? Наблюдения показали, что, если добычи достаточно для одноразового полного насыщения стаи, но недостаточно для запасаения, количество попыток охоты возрастает. Однако это вовсе не гарантирует сокращение интервала между удачными охотами. В тех случаях, когда размер добычи позволяет волкам полностью насытиться, но ее недостаточно для запасаения, новая охота начинается спустя 5-7 часов. В случае крупной добычи, когда поведение запасаения реализуется в достаточной мере, охота начинается через 2-4 суток. Эти данные приведены в таблице №2.

Необходимо отметить, что у взрослых и переярков количество актов запасаения снижается, как только прибылым исполняется 7 месяцев, после чего последние сами интенсивно запасают пищу. А после того, как прибылым исполняется 9 месяцев и они начинают участвовать в охоте взрослых, старшие запасают не более 1 раза.

Случаи наблюдения	Виды жертв	
	Олень	Косуля
I – (6)*	53	7
II – (6)*	44	7
III – (5)**	67	4
IV – (5)**	35	6
V – (8)***	49	5
VI – (6)***	76	5
VII – (6)***	39	9
VIII – (4)****	81	6
IX – (5)****	60	7
X – (5)****	55	5
	Сроки начала новой охоты (часы)	

Таблица 2.

*Зависимость времени начала новой охоты, от размера добытой жертвы.
В скобках обозначено количество членов семьи, включая переяркоков.*

Таким образом, уровень поведения запасаения пищи максимально возрастает в период, когда необходимо обеспечить стабильную кормовую базу для прибылых. В основном это происходит до выхода прибылых из ювенильного возраста. Об интенсивном запасаении пищи волками в период выкармливания потомства пишет В.Козлов (1964).

Полученный нами материал свидетельствует о том, что поведение запасаения пищи представляет собой форму поведения, которая в определенной мере способна обеспечить прибылое потомство стабильной кормовой базой. Поскольку взрослым волкам приходится обеспечивать пищей довольно многочисленное потомство, которое с 3-месячного возраста потребляет почти столько же мяса, сколько взрослые волки, не участвуя при этом в охоте, этот период, на наш взгляд, следует отнести к наиболее трудным в жизни группы.

Взвешивая реинтродуцированных нами волков после полного насыщения добытой ими пищи и неоднократной реализации поведения запасаения, мы определили, что чистый вес съеденного мяса составлял в среднем 3,5 кг. Если учесть, что каждый волк запасает от 6 до 8 кг, то присутствие в группе одного не запасающего индивида может нанести значительный урон в обеспечении прибылых кормом.

Из этого следует, что у животных, отобранных для дальнейшей реинтродукции в природу, поведение запасаения пищи должно быть полностью сформировано.

Исследовав принципы формирования агрессивности волчат в ювенильном периоде при их 50%-й пищевой депривации, мы пришли к заключению, что постоянное недоедание меняет приоритеты психологического комфорта (см. Овсянников, Бадридзе, 1989), вследствие чего агрессивное поведение не ритуализируется (Бадридзе, 1997). Вряд ли стоит обсуждать значение ритуализации агрессивного поведения.

Итак, феномен запасаения пищи у волков представляет собой генетически детерминированный поведенческий акт. Он становится интенсивным во время выкармливания приплода, тем самым обеспечивая максимально возможную стабильность кормовой базы для волчат в ювенильном периоде. В тех же случаях, когда размер добычи не позволяет делать запасы, интервал между насыщением и охотой значительно сокращается. Это повышает уровень как выживаемости приплода, так и их формирования в пределах психологической нормы.

Резюмируя приведенный материал, можно сделать следующие выводы:

1. поведение запасаения пищи приобретает особое значение в период выкармливания приплода;
2. невозможность реализации поведения запасаения стимулирует сокращение интервалов между попытками охоты;
3. наличие в группе даже одной особи, у которой не сформировано поведение запасаения пищи, отрицательно сказывается на стабильности кормовой базы волчат; они постоянно недоедают, вследствие чего растет их агрессивность на почве пищевой конкуренции;
4. особи, у которых не формируется поведение запасаения пищи, не должны отбираться для реинтродукции в природу.

Глава 1.3

Формирование родительского поведения

Выживаемость вида во многом зависит от уровня развития родительского поведения животного. Уровень сформированности данной категории приобретает особое значение в тех случаях, когда речь идет о реинтродукции в природу выращенных в неволе животных. Практика их разведения в неволе показала, что способные к размножению животные часто не выкармливают детенышей из-за несформированности или неполноценно развитого родительского поведения. Поэтому в процессе отбора животных для реинтродукции в природу особое значение имеет возможность определения индивидов, способных не только к размножению, но и, что очень важно, способных ухаживать за приплодом.

Обилие литературных данных, касающихся родительской заботы о потомстве, говорит о том, что это один из наиболее изучаемых видов поведения (Хайнд, 1975; Alexander et al, 1986; Beaver, 1981; Berman et al, 1993; Brown et al, 1995; Capitanio et al, 1984, 1985; Champoux et al, 1992; Clark et al, 1986; Coe, 1990; Fleming, Sarker, 1990; Frankova, 1981; Gonzalez, Deis, 1990; Hector et al, 1989; Hnida, 1985; Insel, 1990; Londei et al, 1995; Numan, 1990; Rosenblatt, 1990; Rosenblatt et al, 1988; Mann et al, 1991). Однако мы не смогли найти ни одной работы, касающейся онтогенеза родительского поведения волка, и, тем более, проблемы прогнозирования вероятности его полноценного формирования. Последнее, как уже отмечалось, крайне важно при отборе животных для реинтродукции в природу.

Материал и методика

Наблюдения и эксперименты проводили на 39 волках с 5-месячного возраста до половой зрелости и позже. Чтобы определить, в каком возрасте у волчат проявляются первые элементы родительского поведения, им один раз в месяц предъявляли щенков в возрасте от нескольких часов и до 2 месяцев, и регистрировали реакцию на них. Параллельно с этим волчатам предъявляли также куски материи, пропитанные запахом щенков и – время от времени – магнитную запись их скуления. С годовалого возраста всем волкам предъявляли новорожденных волчат и щенков как одновременно, так и в отдельности. Параллельно велось наблюдение за взаимоотношениями 8 выросших в неволе волчиц и самцов с собственными щенками, а также за взаимоотношениями дико живущих переезжков с младшими сибсами.

Полученные результаты и их обсуждение

Эксперименты показали, что при предъявлении новорожденных щенков 5-месячным волчатам, у которых не сформировано хищническое поведение, у последних развивается типичное исследовательское поведение с "пробой на зуб". У волчат же, имеющих опыт охоты, запускается типично охотничье поведение. Во всех случаях у волчат с охотничьим поведением щенков отбирали, не давая убить. С 8-месячного возраста у 30 волчат по предъявлении им щенков развивалась четкая исследовательская активность без "пробы на зуб", которая сопровождалась вилянием хвоста и поскуливанием. В течение 1,5-2 минут описанная реакция усиливалась, и волчата начинали охранять щенков от людей, но не от членов своей группы. В дальнейшем, при непосредственном контакте со щенками (в лежачем положении) у волчат, независимо от их пола, развивалась реакция "подставления для сосания", что выражалось прекращением движений тела и поднятием бедра. Вместе с тем, волчата часто вылизывали брюхо и гениталии щенков, что способствовало мочеиспусканию и дефекации. Во всех случаях скуление щенков вызывало сильное возбуждение волчат, которые начинали скулить, интенсивно обнюхивать щенков и их вылизывать. Через 4-5 часов после предъявления щенков волчата теряли к ним интерес и оставляли их. Время от времени интерес к щенкам возобновлялся, волчата подходили к ним и обнюхивали их в течение 1,5-2 минут. В это время они уже не охраняли щенков от людей. К 10-11-месячному возрасту реакция ухаживания волчат за щенками становилась прочной и постоянной. В этом возрасте они начинали давать месячным щенкам отрыжку, независимо от того, выпрашивали они ее или нет.

У 9 волчат в течение всего описанного периода исследований при предъявлении щенков развивалась исключительно исследовательская активность с "пробой на зуб". Эксперименты показали: что при одновременном предъявлении новорожденных щенят и волчат остальным 30 годовалым волкам, они, независимо от пола, начинали интенсивно обнюхивать их, а спустя 10-20 секунд брали волчат в пасть и относили в "укромное место", после чего родительское поведение развивалось в полной мере. Только после этого у волков развивалась агрессивная реакция на щенков. У остальных 9 волков развивалась такая же исследовательская активность, как и в 8-месячном возрасте, с той лишь разницей, что они исследовали волчат почти в 2 раза дольше, чем щенков (волчат около 60 секунд, щенков – около 30).

Через неделю после "усыновления" волчат годовалыми волками, у одной из 22 самок, волчицы "Руки" началась лактация, что полностью исключило их искусственное выкармливание.

Для иллюстрации того, насколько сильна у волков мотивация ухаживания за новорожденными, приведу такой случай. Волчица "Ники" родила пятерых волчат. В первые три дня никогда не рожавшая волчица "Хешке", которая имела в группе низкий статус, постоянно пыталась залезть в логово к волчатам, но получала яростный отпор "Ники". В течение этих дней у "Хешке" заметно вздулись сосцы, а на четвертый день она, яростно агрессивная, ворвалась в логово и выгнала "Ники". Последующие три дня "Хешке" не покидала логово, не подпуская к нему "Ники". Очевидно, у нее было достаточно молока для кормления волчат. На четвертый день она вышла из логова и улеглась перед ним. Воспользовавшись этим, "Ники" вбежала в логово и легла с волчатами, которые принялись сосать ее. Приблизительно через три часа "Хешке" с рычанием снова выгнала ее из логова и начала кормить волчат. С этого момента волчицы сменяли друг друга примерно три раза в сутки. Так продолжалось до окончания лактационного периода.

Следует отметить, что у всех самцов положительная реакция на щенков формировалась на 1-1,5 недели позже, чем у самок, хотя интенсивность поведенческой реакции родительской заботы развивалась у них одинаково.

Как было сказано выше, волчатам с 5-месячного возраста предъявляли куски материи, пропитанные запахом щенков, а также воспроизводили магнитную запись скуления щенков. Эксперименты показали, что у 5-месячных волчат в ответ на предъявление запаха новорожденных щенков развивалась исключительно исследовательская активность, выражавшаяся в интенсивном обнюхивании источника запаха. Спустя 15-20 секунд интерес к этому пропадал. При предъявлении же магнитной записи у волчат запускалась ориентировочная реакция. Затем, после определения местонахождения звука у них развивалась хорошо выраженная исследовательская активность, которая проявлялась в интенсивном обнюхивании и касании лапой, у некоторых волчат развивалась и реакция "пробы на зуб". Исследования проводились в несколько серий продолжительностью 40-60 секунд с интервалами в 15-40 секунд.

У тех же 30 волчат, у которых в возрасте 8 месяцев развивалась положительная реакция на предъявляемых щенков, в ответ на предъявление запаха и звука новорожденных щенков развивалась исследовательская активность, выражавшаяся в скулении и интенсивном вилянии хвостом. У этих волчат ни в одном случае не развивалась реакция "пробы на зуб". При одновременном предъявлении и запахов, и звуков новорожденных щенков волкам в возрасте 1 года и старше, у них также развивалась исследовательская активность со скулением и вилянием хвостом. Вместе с тем, наблюдения показали, что запах волчат исследуется волками почти в 2 раза дольше, чем запах щенков, в то время как источник звука при воспроизведении скуления волчат и щенков исследуется ими одинаковое время (таблица 3).

В течение 3 месяцев мы в естественных условиях наблюдали, как два переярка выкармливали месячных волчат, мать которых была убита егерями (остался ли в

живых самцов, неизвестно). Переезды, которые, судя по всему, были членами той же семьи, выполняли функцию волчицы в течение всего периода наблюдений.

№№ волков	Время исследования запаха в сек.		% различия
	Щенков	Волчат	
1	30	58	93,3
2	33	60	81,8
3	25	60	140
4	28	55	96,4
5	25	50	100
6	30	54	80
7	20	45	125
8	27	50	85,1
9	30	57	90
10	35	60	71,4
11	28	60	114,2
12	32	60	87,5
13	26	55	111,5
14	27	54	100
15	31	59	90,3
16	30	58	90,3
17	15	44	193,3
18	33	58	75,7
19*	3	50	1566,6
20	25	50	100
21	29	52	79,3
22	34	55	61,7
23	23	45	95,6
24	28	50	78,5
25	22	48	118,1
26	30	51	70
27	24	50	108,3
28	26	50	92,3
29*	5	52	940
30	27	50	85,1
			Среднее различие в % = 94,5

Таблица 3.

Продолжительность исследования годовалыми волками запаха волчат и щенков

Исходя из полученных нами результатов, процесс формирования родительского поведения у волков начинается с 8 месяцев и заканчивается к годовалому возрасту, т.е. к моменту появления в семье новой генерации. Судя по всему, данный вид поведения запускается в результате восприятия детенышей. Интересно, что положительная реакция в одинаковой мере возникает у волков при предъявлении им как волчат, так и щенков, однако при наличии выбора предпочтение отдается своему виду. По-видимому, что именно видовой запах имеет решающее значение для подобного предпочтения.

Визуально определяемые признаки и звуковые сигналы новорожденных волчат и щенков, по всей видимости, не имеют для волков различной видовой специфики, они несут только один признак – признак инфантильности. Вместе с тем, комплексное восприятие инфантильных признаков может вызвать у животных с полноценно развитым родительским инстинктом физиологические сдвиги настолько сильные, что они могут провоцировать лактацию, в ряде случаев, даже у неполовозрелых самок.

Необходимо отметить, что из тех 9 волков, у которых не сформировалось родительское поведение, четверо были взяты из Московского, а трое – из Тбилисского зоопарков, остальные же два волчонка были отняты охотниками у диких волков. Из этих животных только две волчицы родили детенышей, но в тот же день бросили их, из-за чего волчат пришлось выкармливать искусственным образом. Причины данного явления нам определить трудно, но, независимо от этого, подобные животные не могут быть отобраны для реинтродукции в природу, так как не способны обеспечить высокую выживаемость прибылого потомства и, соответственно, выживаемость реинтродуцированной популяции. В то же время, для определения пригодности животных к реинтродукции в природу, нет необходимости ждать их размножения, так как сформированность данного признака можно определить задолго до половой зрелости животного.

Резюмируя приведенный материал, можно сделать следующие выводы:

1. у волков родительский инстинкт начинает проявляться с 8 месяцев и полностью формируется к годовалому возрасту, то есть к моменту появления в семье нового потомства;
2. у индивидов со сформированным родительским инстинктом данный вид поведения запускается за счет восприятия визуальных, обонятельных, звуковых и инфантильных признаков;
3. животные с неразвитым родительским инстинктом не могут быть отобраны для реинтродукции в природу;
4. в процессе отбора животных для реинтродукции в природу их можно задолго до половой зрелости тестировать на развитость родительского инстинкта с помощью комплексного или раздельного предъявления раздражителей, несущих инфантильные признаки.

Глава 1.4

Отбор животных по признаку уровня рассудочной деятельности

Значение изучения рассудочной деятельности животных трудно переоценить как с научной, так и с этической точки зрения. Большой вклад в изучение этой проблемы внес Л.В. Крушинский и его сотрудники (Крушинский, 1958, 1960, 1968, 1977; Крушинский и соавт., 1965, 1980, 1981, 1985). В этих работах представлены результаты изучения указанного феномена на нескольких таксономических группах животных, разного филогенетического уровня и убедительно показана высокая способность многих видов животных к элементарной рассудочной деятельности.

Объектом опытов Л.В. Крушинского был также и волк, большая адаптивная способность которого дала ему возможность не только выжить в условиях

многовекового преследования человеком, но и в большей мере, чем другим животным, сохранить свой ареал. Помимо этого, высокий уровень элементарной рассудочной деятельности волка определяет и совершенство методов его охоты на крупную жертву.

Одним из проявлений феномена рассудочной деятельности является способность животного к экстраполяции направления движения раздражителя, исчезающего из поля зрения, которая, по формулировке Л.В. Крушинского (1977), дает ему возможность выносить известную функцию на отрезке за его пределы. Изучив эту способность, автор показал, что успех решения экстраполяционных задач при их многократном предъявлении в ряде случаев снижается в результате трудностей, вызванных резким возбуждением мозга.

Естественно, возникает вопрос – каким же образом решают волки экстраполяционные задачи, многократно возникающие во время охоты, когда уровень эмоционального возбуждения у них и так довольно высок?

Весьма значительной представляется проблема взаимосвязи рассудочной деятельности и обучения, важность которой в свое время отметил Л.В. Крушинский (1977). Изучение данной проблемы имеет, помимо фундаментального, и прикладное значение, так как позволит определить те способы выращивания животных в неволе, которые обеспечат формирование характерного для данного вида максимального уровня рассудочной деятельности. Решение данной проблемы (наряду с другими) позволит полноценно подготовить выращенных в неволе крупных хищных млекопитающих к реинтродукции в природу. К сожалению, в литературе эта проблема до сих пор не обсуждалась.

В данной главе мы попытаемся осветить вопросы, касающиеся проблемы формирования у выращиваемых в неволе животных характерного для данного вида максимального уровня рассудочной деятельности.

Материал и методика

Эксперименты и наблюдения проводили как в вольерах (100 м²), так и в полевых условиях на 78 волках до 5-месячного возраста, из них на 39 – до полового созревания.

Первую группу – *экспериментальную* (39 особей) содержали в вольере, где одновременно находились до 6 особей. В вольере были установлены крупные непрозрачные предметы: валуны разных размеров, деревянные ширмы (120х90 см), насыпи и завалы из бревен. Все предметы были установлены так, чтобы звери могли свободно перемещаться среди них. Часть рациона волчат состояла из живых крыс и кроликов (рис 5А).

Вторую группу – *контрольную* (39 особей) содержали в вольере, где также одновременно находились до 6 особей. Здесь отсутствовали крупные предметы, за исключением двух ширм (120 на 90), вплотную придвинутых к стене вольера с той стороны, откуда в поле зрения животных никто никогда не появлялся. За эти ширмы не могли проникнуть ни волки, ни крысы, ни кролики, которых

скармливали этим хищникам так же, как животным экспериментальной группы (рис 5Б).

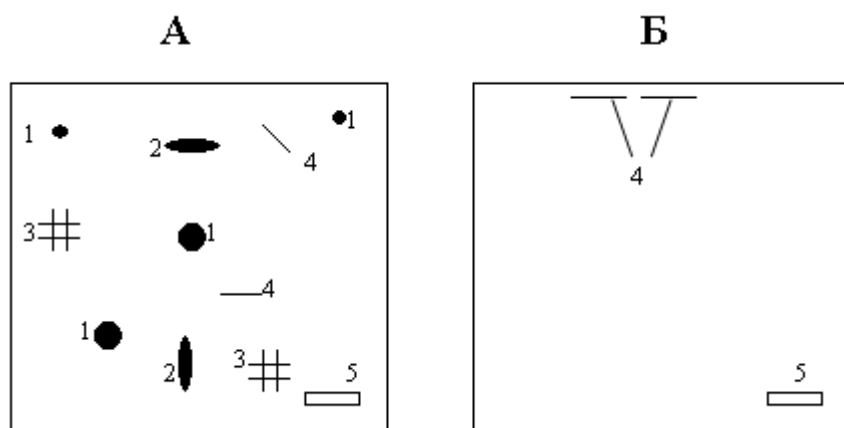


Рисунок 5.

Условия содержания экспериментальной (А) и контрольной (Б) групп.

1 – валуны; 2 – насыпи; 3 – завалы из бревен; 4 – ширмы; 5 – поилки.

В 7-месячном возрасте животных обеих групп (экспериментальная $n=25$, контрольная $n=14$) по одному разу тестировали на экстраполяционной установке Крушинского (1960). Во всех случаях за 7 дней до тестирования эта установка собиралась из ширм, находящихся в вольере, где и происходили опыты.

Основные эксперименты на экстраполяционной установке проводили на голодных волках годовалого возраста. В процессе тестирования особое внимание уделяли динамике успешности решения задач при их многократном предъявлении. В течение опытного дня каждому волку предъявляли 30 экстраполяционных задач с интервалом в одну минуту. Во всех случаях вес приманки составлял 50 граммов. При тестировании в вольере находился один зверь. Общее число предъявлений теста каждому хищнику составило 300. По окончании тестирования животных контрольной группы в их вольере создавались такие же условия, как и в экспериментальной, то есть среда их обитания обогащалась за счет установки крупных непрозрачных предметов, после чего наблюдали за взаимодействиями животных между собой и с живым кормом.

Принцип содержания волчат экспериментальной группы был подсказан наблюдениями за дикими волчатами.

Кроме описанных, наблюдения за животными обеих групп проводили и в полевых условиях. Особое внимание обращалось на способность адаптации к среде обитания и на успешность охоты на диких животных. 22 волка экспериментальной группы вывозили в поле с возраста 4 месяцев, а 14 животных из контрольной и 3 – из экспериментальной групп – в возрасте не менее 2 лет.

Полученные результаты и их обсуждение

Наблюдения показали, что волчата, выращиваемые в неволе, так же, как и дикие, много времени уделяют играм (не менее 1,5 часа в сутки, в среднем около 3-х часов), которые заключаются в возне, борьбе и преследовании друг друга. Преследования включали и конкурентные взаимодействия из-за пищи. Во время этих игр преследуемые волчата использовали всевозможные укрытия: стволы деревьев, завалы, валуны и т.п. Наблюдения за дикими волчатами показали, что в процессе преследования нападающие в раннем возрасте повторяли путь преследуемого волчонка, а позже (в возрасте около 6 месяцев) начинали срезать путь преследования. Во время игры в "догонялки" преследуемый и преследующий часто менялись ролями. Животные из экспериментальной группы (так же, как и дикие) до 6-месячного возраста во время преследования в основном повторяли путь убегающего. Та же картина наблюдалась и в случае предъявления им живых крыс и кроликов. Мы говорим "в основном", так как иногда преследующие срезали путь преследуемого волчонка или жертвы, зашедших за непрозрачные предметы. С возрастом количество таких маневров увеличивалось и к 7-месячному возрасту достигало 80% (рис. 6). В этом возрасте животных из обеих групп тестировали на экстраполяционной установке. Тестирование показало, что из 25 животных экспериментальной группы задачу при ее первом предъявлении решили 20 (около 80%). В контрольной группе задачу при первом предъявлении решили 6 из 14 животных (около 42,8%).

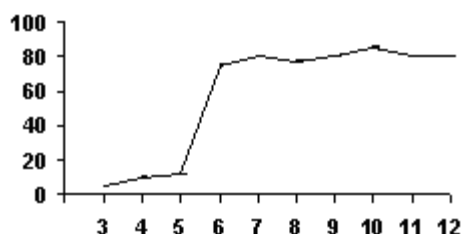


Рисунок 6.

Динамика процента случаев срезания пути преследования (обход непрозрачных предметов)

сверстников и жертвы, волками экспериментальной группы.

X – возраст в месяцах; Y – процент случаев срезания пути преследования;

Выборка: n=250 в месяц для каждого преследующего.

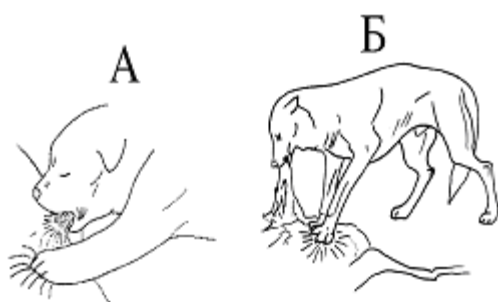


Рисунок 7.

Процент правильных решений экстраполяционных задач при их однократном предъявлении семимесячным (А) и годовалым (Б) волкам экспериментальной (Э) и контрольной (К) групп.

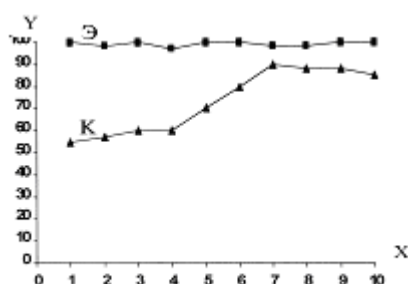


Рисунок 8.

Динамика (в процентах – Y) экстраполяционных задач при их многократном предъявлении.

X – экспериментальные дни (30 задач в день с интервалом 1 минута;

Э – экспериментальная и К – контрольная группы.

Опыты с экспериментальной группой показали, что, независимо от числа предъявлений теста, все животные решали его успешно. Большинство животных контрольной группы при первом предъявлении решало успешно (12 животных из 14; 85,7%), а при многократном предъявлении успешность их решения снизилась и начала снова повышаться после четвертого дня эксперимента, т.е. после 120-го предъявления задачи. У 11 животных из 14 (около 78,5%) к 180-ому предъявлению успешность решения задач достигла 90% (рисунки 7 и 8).

Четверо животных контрольной группы в среднем после 11-ого предъявления вообще отказались от решения задач. При попытке предъявления им экстраполяционных задач они начинали беспокоиться и рычать. При начале движения приманки они стали издавать специфический фыркающий лай тревоги. У всех четырех животных сама экспериментальная ситуация вызывала сильное эмоциональное напряжение.

Динамика успешного решения многократно предъявляемых экстраполяционных задач показана на рисунке 7. При анализе материала не учтены данные по четырем животным, которые отказались от многократного решения задач.

Как отмечалось выше, после окончания тестирования животных контрольной группы, в вольере, где они содержались, устанавливали крупные непрозрачные предметы и в течение 6 месяцев наблюдали динамику количества случаев срезания пути преследования сверстников и живого корма. Наблюдения показали, что в течение всего этого времени процент случаев срезания пути преследования медленно нарастал, но так и не превысил 35% (рисунок 9), что существенно ниже: чем у животных: выросших в вольере с крупными предметами.

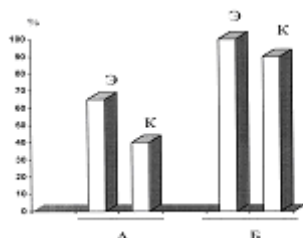


Рисунок 9.

Динамика (в месяцах – X) процента (Y) случаев срезания пути преследования у годовалых волков контрольной группы, после обогащения среды непрозрачными предметами.

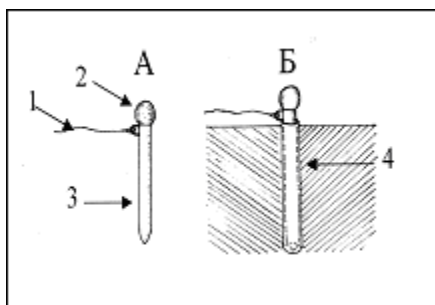


Рисунок 10.

Приспособление для ограничения свободы передвижения волка.

А – свободный стержень; Б – стержень, вставленный в вбитый в землю цилиндр. 1 – трос; 2 – деревянный набалдашник; 3 – стержень; 4 – вбитый в землю цилиндр.

Для того чтобы выяснить, способны ли волки прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, были поставлены эксперименты на 37 животных (24 волка из экспериментальной группы и 13 – из контрольной. Начинали эксперимент на волках в возрасте 7,5 месяцев). С двумя животными (1 из экспериментальной группы, 1 – из контрольной) эксперимент начинали, когда они достигли возраста 1,5 года. Ни один из зверей не был приучен к содержанию на привязи. С 7-месячного возраста каждому подопытному волку к ошейнику пристегивали трос длиной в 3 метра, на противоположном конце которого был прикреплен металлический стержень с деревянным набалдашником (рисунок 10А). После прикрепления троса к ошейнику волкам предоставлялась неограниченная возможность передвижения в течение 5 минут, после чего трос снимали.

Через 15 дней, т.е. после полного привыкания к тросу, начинали ставить следующие эксперименты: к ошейнику волка прикрепляли трос, а металлический стержень вставляли в металлический цилиндр, предварительно вбитый в землю

(рис. 10Б), чем и ограничивали возможность его передвижения. После этого перед волком на недосягаемом для него расстоянии (4 метра) выкладывали полную порцию пищи и регистрировали его поведение. Подобные эксперименты проводили с интервалом в 3 дня, каждый раз тестируя животное по одному разу в течение 60 минут. По истечении этого времени, т.е. когда волк не мог найти способа освободиться от привязи, пищу убирали, а животное освобождали. После полного привыкания к такой ситуации, т.е. когда волки при предъявлении им пищи внешне переставали на нее реагировать, отворачивались и ложились (после 15-20 тестирований), мы на виду у них доставали стержень из цилиндра, тем самым предоставляя свободу действий. Полутороговых волков тестировали по одному разу каждый день в течение одного часа, не предоставляя свободы.

Как уже отмечалось, на двух животных подобные эксперименты начали проводить с полуторогового возраста. Принцип приучения животных к экспериментальной ситуации и сами эксперименты были такими же, как и с остальными животными.

Эксперименты с основной группой волков показали, что в течение первых 15 дней все волки полностью привыкали к ношению троса на ошейнике и не реагировали на него. При первых 15-20 тестированиях животные бурно реагировали как на ограничение свободы, так и на невозможность добраться до пищи. Все волки пытались освободиться, пятались назад, стараясь сбросить ошейник, и время от времени грызли трос. Через 15-20 тестирований все волки после предъявления им пищи в течение 1-1,5 минут отворачивались от нее, ложились и внешне успокаивались. Во всех случаях, когда после этого на виду у волка освобождали трос, вынимая стержень из цилиндра, все они сразу же вскакивали и подбегали к пище.

Эксперименты с полутороговыми волками основной группы показали, что при тестировании в этом возрасте животные во время предъявления им теста вновь начинают волноваться. Это выражалось в повышении общей активности, скулении, которое время от времени сменялось рычанием, а также в попытках перекусить трос. Повышенная активность не спадала в течение всего времени тестирования. Во время четвертого тестирования, спустя 15 минут после его начала волк №6 ("Малыш"), вновь охваченный волнением, с рычанием подбежал к стержню, державшему трос, схватил его за набалдашник и извлек из цилиндра, после чего моментально выпустил его и бросился к пище. Во время седьмого тестирования тот же волк смог освободиться в течение первых 20 секунд, причем без заметного волнения, и бросился к пище. Все остальные волки эту задачу смогли решить подобным образом при 7-12-ом тестировании.

У двух волков, которые подверглись эксперименту в полутороговом возрасте, способность к решению поставленной задачи развивалась по-разному, несмотря на то, что скорость адаптации к условиям эксперимента была практически одинаковой. Волк экспериментальной группы, который в этом возрасте успешно решал экстраполяционные задачи при их многократном предъявлении, при данном тестировании начал решать задачи после 22-го предъявления. Вместе с тем, уровень нервного напряжения у него был такой же, как и у членов основной группы. Волк контрольной группы, у которого уровень нервного напряжения был

несравненно выше, предъявленные задачи начал решать только после 85-го тестирования.

Необходимо отметить, что полевые исследования, проведенные на обеих группах волков, показали, что у всех животных контрольной группы и у упомянутых трех волков экспериментальной группы процесс адаптации к полевым условиям протекал почти в 2 раза дольше, чем у животных экспериментальной группы. Самым важным нам представляется то, что у всех животных контрольной группы процент успешной охоты никогда не превышал 10%, т. к. они постоянно повторяли путь преследуемой ими потенциальной жертвы. Это продолжалось в течение всего периода наблюдений (5 месяцев), тогда как у всех волков экспериментальной группы, включая трех упомянутых, с первых же дней успешность охоты на диких животных составила 50%. Следует отметить, что в течение последующих 6 месяцев процент удачных охот снизился по независящим от волка причинам, которые будут обсуждаться в последней главе, т.к. не могут быть отнесены к проблеме рассудочной деятельности. Надо отметить также, что у животных обеих групп были одинаковые условия для охоты, т.к. в данном районе (детальные сведения будут приведены также в последней главе) за многие годы популяция волка была полностью истреблена, и дикие копытные убегали от наших волков с расстояния всего около 15 метров.

Как видно из полученных нами результатов, у диких волчат и волчат экспериментальной группы принципиально одинаково развивается способность обхода непрозрачных предметов в процессе преследования партнера или жертвы. Мы считаем, что нарастание количества подобных обходов непрозрачных предметов в значительной степени определяется положительным подкреплением, вызванным поимкой партнера по игре или жертвы. Все это, по нашему мнению, говорит о том, что у волчат 7-месячного возраста (экспериментальная группа) способность обходить непрозрачные предметы, срезая путь преследования партнера или жертвы, т.е. способность экстраполяции направления движения развивается за счет приобретенного опыта – обучения. Волчата того же возраста из контрольной группы были не способны решать подобные экстраполяционные задачи. Как видно из рисунков 7 и 8, годовалые животные из экспериментальной группы практически с одинаковым успехом решают экстраполяционные задачи как при первом, так и при многократном предъявлении. Волки же контрольной группы, успешно справившись с задачами при первом предъявлении, несравненно хуже решают их при многократном предъявлении. Причины снижения успешности решения экстраполяционных задач в подобных условиях предъявления Л.В. Крушинский объясняет "трудностями, которые возникают в процессе решения задачи, при обучении этого не происходит" (1977, с.53). Далее подчеркивается, что эти "трудности" вызывают резкое возбуждение мозга, что и является причиной снижения критерия достоверности решения экстраполяционных задач.

Как отмечалось выше, у 7-месячных волков экспериментальной группы способность срезать путь преследования партнера или жертвы развивается за счет опыта – обучения. Вместе с тем, в указанном возрасте волчата способны успешно решать экстраполяционные задачи, предъявленные с помощью установки Крушинского. Тут закономерно возникают следующие вопросы:

1. каким образом опыт обхода непрозрачных предметов, полученный при взаимодействии со сверстниками или жертвой, волки применяют в решении задач, предъявленных с помощью экстраполяционной установки?
2. каким образом 7-месячные волки могут решать предъявляемые им экстраполяционные задачи, если способность к элементарной рассудочной деятельности у этого вида проявляется в годовалом возрасте (учитывая результаты, полученные на контрольной группе)?

Для того чтобы ответить на поставленные вопросы, обратимся к рисунку 6, где показана динамика срезания пути преследования сверстника или жертвы. Из рисунка видно, что у волков в возрасте от 3 до 5 месяцев происходит очень медленное нарастание количества адекватных обходов непрозрачных предметов при преследовании сверстника или жертвы. А с 5-месячного возраста количество подобных обходов нарастает взрывообразно (около 20%) и к 6-месячному возрасту достигает 75%. Исходя из полученных данных, мы склонны считать, что у волчат в возрасте от 3 до 5 месяцев происходит сравнительно равномерное, медленное накопление опыта адекватного обхода непрозрачных предметов во время преследования сверстников или жертвы. Опыт закрепляется, когда удачный обход заканчивается поимкой партнера или жертвы, то есть получает положительное подкрепление в виде экономии энергетических затрат, быстрого появления преследуемого объекта на более близкой дистанции и т.д. Мы считаем, что количество адекватных обходов у волчат 5-месячного возраста резко возрастает не только благодаря обучению, но и развитию качественных изменений в высшей нервной деятельности. В пользу того, что в данном возрасте мы имеем дело с качественным изменением в высшей нервной деятельности, а не с увеличением способности к обучению, говорит и то, что у четырех- и семимесячных волчат скорость выработки условного пищевого рефлекса (обучения) на различные зрительные раздражители еще существенно не отличается ($P > 0,05$).

Возвращаясь к поставленным выше вопросам, можно заключить, что у волков в возрасте от 5 до 7 месяцев формируется способность переноса ранее приобретенного опыта в новую, но логически схожую ситуацию. Эта способность, видимо, и является качественно новой формой высшей нервной деятельности, развивающейся на данном этапе постнатального онтогенеза. Именно она и обеспечивает решение экстраполяционных задач 7-месячными волками из экспериментальной группы. Исходя из этого, можно было бы допустить, что описанная способность является первым этапом в развитии способности волка к рассудочной деятельности. Второй же этап в развитии данной способности формируется к годовалому возрасту (пример животных контрольной группы). Именно в этом возрасте у волков появляется способность к решению рассудочных задач без всякого предварительного опыта, т.е. как формулирует Л.В. Крушинский (1977): допуская, что в определенных случаях животное при решении рассудочной задачи может применять предшествующий опыт, решение новой задачи происходит на "эвристическом уровне" работы мозга, т.е. за счет озарения – insight ("озарение" – подразумевается формулировка Торпа – Thorp, 1958). Мы не можем согласиться с тем, что "мыслящие" животные способны решать новые задачи, если информация хотя бы о нескольких их элементах не дает возможности логического сопоставления с существующим опытом. Именно с этой позиции постараемся разобраться, почему существует разница в успешности

многократного решения экстраполяционных задач волками экспериментальной и контрольной групп.

В свое время П.К.Анохин писал, что *"важная сторона поведения животных и человека – механизмы реализации накопления опыта в свободном поведении, пластическое комбинирование "фрагментов памяти" и построение на этой основе новых форм поведения"* (1962, с.10). Говоря об использовании ранее приобретенного опыта в решении новой рассудочной задачи, мы подразумеваем *пластическое комбинирование фрагментов образной памяти*, в изучение которой огромный вклад внес патриарх грузинской физиологической школы И.С.Бериташвили (1968, Беритов, 1969). Но на каком уровне происходит оперирование этой памятью?

Анализируя полученные нами результаты, мы пришли к заключению, что волки контрольной группы могут приобретать "пассивные знания" о неисчезаемости предметов, заходящих за непрозрачные предметы. Подобные "знания" могут возникать за счет наблюдения за движением сверстника, когда тот заходит за другую особь. Аналогичные "знания" могут формироваться в отношении неконтролируемого количества ситуаций и раздражителей. Мы имеем в виду "пассивные знания", т.к. у волков контрольной группы не может формироваться двигательный навык взаимодействия с подобными движущимися объектами. У волков же экспериментальной группы подобный навык формируется и закрепляется в течение длительного времени постнатального онтогенеза. Для дальнейшего обсуждения нашего материала целесообразным представляется обратиться к существующим в литературе данным.

И.С.Бериташвили показал, что индивидуально приобретенное поведение в основном регулируется путем репродукции образов жизненно важных объектов, названной им образной психонервной деятельностью (в отличие от специфической психонервной деятельности человека – сознательной). Касаясь феномена сознания, П.В.Симонов (1985) пишет, что в процессе длительной эволюции подсознание возникло как средство защиты сознания от стрессующих перегрузок, иллюстрируя это подсознательной реализацией двигательных навыков у пианистов, спортсменов и т.д. При обсуждении нашего материала, кроме понятия *образной психонервной деятельности* как аналогии сознательной деятельности человека, будем использовать понятие *процессы, не выходящие на уровень образной психонервной деятельности*, как аналогию подсознательного.

Возвращаясь к полученным нами данным, считаем возможным утверждать, что волки экспериментальной группы, у которых навык адекватного обхода непрозрачных предметов при преследовании сверстников или жертвы формировался и закреплялся в течение длительного времени, способны многократно решать экстраполяционные задачи за счет прочного предварительного опыта; применение такового не должно вызывать процессы, выходящие на уровень образной психонервной деятельности. Мы склонны считать, что именно подобный механизм решения экстраполяционных задач должен обеспечить сохранение нормального уровня нервного напряжения. Волки же контрольной группы, не имеющие активного и прочного навыка взаимодействия с "исчезающими" движущимися предметами, способны решать экстраполяционные задачи при условии активного оперирования ранее

приобретенной информацией. Это активное оперирование, по-видимому, вызывает процессы, выходящие на уровень образной психонервной деятельности, чему должен сопутствовать высокий уровень нервного напряжения, вызывающий срывы при многократном предъявлении экстраполяционных задач.

Независимо от того, на каком уровне нервной деятельности животные обеих групп решают экстраполяционные задачи, эти решения достигаются за счет адаптивной реорганизации имеющихся у каждого индивида "знаний", что обеспечивает высокую вероятность нахождения "логических" связей между новой задачей и задачами, решенными в прошлом. К.Г. Прибрам (1982) в своей обзорной работе показал наличие специализаций корковых областей большого мозга как в выборе альтернатив, так и в установлении знакомого контекста, в рамках которого информация может быть обработана.

Как мы уже отмечали, годовалые животные из контрольной группы после обогащения среды их обитания в неволе не способны научиться срезать путь преследования партнера или жертвы. Процент этого действия медленно нарастает, но так и не превышает 35%. Судя по всему, *пластическое комбинирование "фрагментов памяти", которое происходит за счет нахождения логических связей между имеющимся опытом и конкретной ситуацией, и построение на этой основе новых форм поведения, способность к которому у волков возникает и развивается в возрасте от 5 до 6 месяцев*, требует постоянной тренировки. В ином случае способность к подобной мозговой деятельности может с возрастом затрудняться, вследствие чего высокому нервному напряжению при решении таких задач животные предпочитают большие энергетические затраты. На наш взгляд, это хорошо подтверждает тот факт, что некоторые голодные животные предпочитают отказаться от решения экстраполяционной задачи, дающей пищевое подкрепление. Таким образом они делают выбор между пищевой потребностью и потребностью сохранить нормальный уровень нервного напряжения, тем самым сохраняя *"психологический комфорт"* (см. Овсянников, Бадридзе, 1989).

Обсуждая полученные нами данные о способности волков прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, стоит напомнить некоторые результаты: когда в поле зрения лежащих волков мы освобождали трос, вынимая стержень из вбитого в землю цилиндра, волки сразу вскакивали и подбегали к пище. На наш взгляд, это говорит о том, что у них в течение первых 15-20 дней тестирования вырабатывается опыт возможности свободного передвижения при вынуде из цилиндра стержня. Вместе с тем, до полуторагодовалого возраста у волков должен накапливаться зрительный опыт самого процесса освобождения, т.е. процесса изъятия из цилиндра, вбитого в землю, стержня, который удерживает трос. Доставая стержень из цилиндра, они, вероятно, используют именно этот опыт. Мы склонны считать, что подобные действия волки совершают за счет развитой на данном этапе онтогенеза способности к прогнозированию результата своего воздействия на внешний раздражитель. Сама способность в данном случае реализуется за счет знания, что свободный стержень означает свободу передвижения, а также за счет визуального опыта, связанного с процессом, дающим эту свободу. Мы считаем, что только способность животных оперировать предшествующим опытом дает им возможность прогнозировать результат своего воздействия на внешний

раздражитель, а сама способность прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель, видимо, является наиболее сложной формой высшей нервной деятельности, развившейся на данном этапе онтогенеза. Эту мысль подтверждают данные, полученные нами (Бадридзе, 1987 а,б) при изучении развития навыков групповой охоты волков: животные в возрасте 1,5-2 лет после, пусть даже случайно приобретенного опыта (который не зависит от действий самих волков) способны загонять жертву в места, где с ней легко справиться, формируя тем самым традицию приема охоты. Тот же феномен мы наблюдали в случае с реинтродуцированными нами в природу волками, о чем пойдет речь ниже.

Анализируя описанные результаты, считаем необходимым еще раз напомнить высказывание Л.В. Крушинского и соавторов, что *"способность к элементарному мышлению не только дает возможность животному адекватно реагировать на статическое соотношение раздражителей, но и выполнять определенные элементарные "прогнозирующие" реакции в процессе изменения данного соотношения"* (1965, с.58). Учитывая полученные нами данные, считаем возможным заключить, что "думающие" животные и, в частности, волк (как вид) при наличии определенного опыта может не только выполнять элементарные "прогнозирующие" реакции при изменении соотношения раздражителей, но и прогнозировать результат целенаправленного изменения им этого соотношения. Это заключение может в определенной степени быть ответом на поставленный Фриджлинком (Frijlink, 1977) вопрос: умышленно ли пользуются волки конкретным приемом загона жертвы (оленья).

Целесообразно напомнить, что у полугодовалых волков, которые до этого возраста были полностью адаптированы к экспериментальной ситуации, в процессе тестирования вновь возникало эмоциональное напряжение. Судя по всему, эмоциональное напряжение возникает именно в тот период, когда у животного начинает формироваться способность к прогнозированию результата целенаправленного изменения соотношения внешних раздражителей. Непосредственной же причиной возникшего нервного напряжения в данной ситуации, как нам представляется, является *конфликт между способностью улавливать логическую связь явлений и неумением на данный момент принять решение для изменения соотношения раздражителей.*

Мы показали, что двухгодовалые волки контрольной группы не способны полноценно охотиться на диких животных. Причиной этому, видимо, является то, что в данном возрасте они не способны решать экстраполяционные задачи, которые многократно возникают при охоте из-за отсутствия прочного предварительного опыта взаимодействия с "неисчезающими" движущимися объектами. Предположительные причины этого мы уже обсуждали. Исходя из сказанного, можно заключить, что *подобные животные не могут быть пригодны для реинтродукции в природу.*

Судя по всему, у дикоживущих способность к экстраполяции направления движения (как проявление элементарной рассудочной деятельности) развивается по тем же принципам, что и у животных экспериментальной группы; однако в естественных условиях многообразие опыта, приобретенного в течение жизни,

может быть гораздо больше. Способность применять этот опыт в решении задач, которые ставят условия обитания, несравненно повышает успешность их решения.

Оценивая наши данные с той позиции, что *"рассудочная деятельность не может мыслиться без "психонервных процессов", без наличия образов внешнего мира"* (Беритов, 1969, с.220), мы пришли к следующему заключению, что в процессе постнатального онтогенеза способность к рассудочной деятельности развивается в два этапа.

На первом этапе – в возрасте около 7 месяцев – волки решают рассудочные задачи за счет сформированной способности использовать предшествующий опыт в новой, логически схожей ситуации, т.е. в данном возрасте развивается способность "поиска" логических связей между элементами новой задачи и задач, решенных в прошлом.

На втором этапе – в возрасте 1,5-2 лет у волков формируется способность прогнозировать результат своего воздействия на внешний раздражитель. Способность, развитая на данном этапе, является, видимо, наиболее сложной формой высшей нервной деятельности, формирование которой обеспечивается первым этапом. На втором этапе животное уже способно воздействовать на элементы внешней среды, изменяя их соотношение в свою пользу.

Нам представляется, что оба этапа объединяет то, что решение новой задачи происходит за счет улавливания отношений, что может происходить мгновенно. Внешне, это похоже на "озарение", но только внешне.

Итак, уровень, на котором происходит реорганизация и сопоставление предшествующего опыта, определяет успешность многократного решения рассудочных задач. При пассивных знаниях реорганизация и сопоставление предшествующего опыта вызывают процессы, выходящие на уровень образной психонервной деятельности, что, в свою очередь, должно вызывать повышение нервного напряжения, определяющего срывы при многократном решении рассудочных задач. В тех случаях, когда происходит оперирование знаниями, сформированными и закрепленными в течение длительного времени, не должно происходить развитие процессов, выходящих на уровень образной психонервной деятельности. Это должно обеспечить сохранение нормального уровня нервного напряжения, что, в свою очередь, определяет стабильность успешности многократного решения рассудочных задач.

Исходя из всего вышесказанного, можно заключить, что **условия содержания в неволе крупных хищных млекопитающих, и, в частности, волка имеют решающее значение для формирования максимального уровня (специфичного для вида) способности к рассудочной деятельности.** Это говорит о том, что для реинтродукции в природу могут быть пригодны только те животные, условия содержания которых в процессе постнатального онтогенеза обеспечили максимальный уровень формирования способности к элементарной рассудочной деятельности.

Резюмируя приведенный выше материал, можно сделать следующие выводы:

1. у волков в возрасте от 5 до 7 месяцев формируется способность применять предшествующий опыт в новой, логически схожей ситуации, что в дальнейшем облегчает им решение экстраполяционных задач;
2. эта способность, формирующаяся на данном этапе постнатального онтогенеза, требует постоянной тренировки, иначе ее реализация может быть значительно затруднена, что сделает животных непригодными к реинтродукции в природу;
3. использование прочного предшествующего опыта при решении экстраполяционных задач не вызывает процессов, выходящих на уровень образной психонервной деятельности; это обеспечивает сохранение нормального уровня нервного напряжения, что, в свою очередь, определяет высокую стабильность правильных решений при многократном предъявлении экстраполяционных задач;
4. при наличии определенного опыта волки способны выполнять не только элементарные "прогнозирующие" реакции при изменении соотношения раздражителей, но и прогнозировать результат целенаправленного изменения ими этого соотношения;
5. в процессе подготовки крупных хищных млекопитающих, и, в частности, волка к реинтродукции в природу, необходимо с ювенильного периода содержать их в таких условиях, которые обеспечат формирование максимального, характерного для данного вида уровня возможности решения рассудочных задач.

РАЗДЕЛ 2.

Формирование хищнического и охотничьего поведения

Как видно из литературных данных, охотничье поведение крупных хищных, волка в том числе, является многокомпонентным поведенческим феноменом (Динник, 1904; Слудский, 1962; Собанский и соавт., 1975; Кудактин, 1978 а,б, 1982; Вырышаев, 1980; Кочетков, 1980; Филимонов, 1980; Бараташвили, 1983; Корытин, Бибигов, 1985; Бадридзе, 1985, 1987 а,б, 1996, 1997; Бадридзе и соавт., 1996; Mech, 1970, 1975; Robinson, 1976; Frijlink, 1977; Allen, 1979; Leyhausen, 1979 и др.) Но практически неизвестно, как, и на базе каких инстинктивных поведенческих реакций формируется охотничье поведение. Неясно также как, и на каком этапе онтогенеза развиваются отдельные элементы хищнического и охотничьего поведения.

К сожалению, наблюдения над взрослыми хищниками дают немного информации, так как в процессе роста животного инстинктивные элементы поведения частично, а иногда и полностью перекрываются приобретенными, а иногда и полностью исчезают.

В литературе имеются некоторые данные о тех инстинктивных элементах, на базе которых у хищных млекопитающих возможно формирование реакции умерщвления потенциальной жертвы. (Бадридзе, 1985, 1987 а,б; Eibl-Eibesfeld, 1961; Fox, 1969; Vinsent & Bekoff, 1978; Leyhausen, 1979; Sullivan, 1979). Однако исчерпывающих ответов на вышеперечисленные вопросы в этих трудах, к сожалению, нет. Без знания же принципов формирования хищнического и охотничьего поведения невозможно решить проблему реинтродукции в естественную среду обитания выращенных в неволе крупных хищников.

В данной главе мы рассмотрим вопросы формирования хищнического и охотничьего поведения в процессе постнатального онтогенеза. Постараемся также показать естественный процесс освоения молодым хищником территории стаи. Особого внимания требует игровое поведение, т.к. именно оно занимает большое время во взаимодействиях молодых хищников.

Игровое поведение – одна из форм активности, характерная для большинства млекопитающих и некоторых птиц. Присутствует оно и у взрослых особей, хотя игра особенно характерна для детенышей, занимая, как отмечено, значительное время их общей активности.

Детальное описание игры кошачьих и ее значение для формирования поведения ловли и умерщвления добычи приводится Лейхаузенем (Leyhausen, 1979). Игровые атаки койотов, волков, серых, красных и арктических лис рассматриваются в работах Фокса (Fox, 1969, 1971). Следует подчеркнуть, что автор обсуждает игровые поведенческие акты с точки зрения их значимости в формировании социальных отношений.

В известных нам исследованиях игрового поведения псовых и, в частности, волка не обсуждается значение отдельных элементов игры для формирования охотничьего поведения взрослых индивидов. Мы не встречали также сравнения игровых действий волчат с элементами охотничьего поведения взрослых особей, что особенно важно для объяснения одной из функций игры.

Глава 2.1.

Формирование охотничьего поведения у дикоживущих волков

Материал и методика

Материал получен в результате наблюдений за 6 семьями дикоживущих волков, в разной степени приученных к моему присутствию (1463 часа наблюдений). Ниже приводится описание одного из методов, с помощью которого я приучал диких волков (текст процитирован с небольшими сокращениями по (Бадридзе, 1987 б, с.7-9):

"1974 год. Боржомский государственный заповедник, лесничество "Зорети". Период приучения с 17-го января по 4-е апреля, семь дней в каждом месяце.

С помощью тропления по снегу были определены три основные дневки одной группы волков, состоящей из 5 особей. Судя по следам и мочевым меткам, группа состояла из 3 самцов и 2 самок. Вместе с тем были определены девять троп, наиболее часто используемых волками. На каждой из троп, в 2-4 местах, два раза в неделю раскладывал куски белой материи размером около 0,25 кв.м. Для приучения волков к моему запаху все куски материи до их выкладки я носил на теле. После этого систематически проверял, подходили ли волки к ним. С 10-го февраля (начало второй недели работы) были обнаружены следы только пары волков (самца и самки).

Тропление показало, что с 17-го января (первая выкладка) по 2-е марта (пятая выкладка) волки обходили стороной все выложенные куски материи. 3-го и 4-го марта на всех девяти тропах было обнаружено 32 меченых мочой куска материи. Один из пяти немеченых кусков был изодран, и три его клочка были найдены на расстоянии 0,5 – 100 метров. Остальные четыре куска волки, пройдя по ним, не тронули. С 4-го марта два раза в неделю, на каждый новый кусок материи выкладывал порцию мяса весом около 100-200 граммов. 6-го марта с помощью тропления были точно идентифицированы 19 съеденных волками приманок.

Изучив стереотип передвижения волков, 2-го апреля в 50 метрах от тропы, по которой до этого волки прошли в сторону кордона, я ждал их возвращения, предварительно выложив на тропу приманку без материи. Около 14 часов 30 минут появилась пара волков (самка впереди, самец на полкорпуса сзади). С расстояния около 100 метров волки почти одновременно учуяли и увидели меня и, остановившись, начали интенсивно принюхиваться. Никаких звуков с их стороны слышно не было. Через некоторое время самка, взяв приманку и отойдя на расстояние 3-4 метров, закопала ее в проталине. В это время матерый волк, подойдя к месту, где я сошел с тропы, пошел в мою сторону. Пройдя 5-6 метров, он остановился и смотрел на меня примерно полминуты, после чего издал резкий фыркающий лай и в три прыжка вернулся на тропу. Затем оба зверя спокойным шагом продолжили свой путь. После этого два раза, 3-го и 4-го апреля я встречал волков на той же тропе. Оба раза, увидев волков, начинал медленно двигаться (в поле из зрения) им навстречу, параллельно тропе, на расстоянии около 30 метров от нее. Оба раза волки, глядя на меня, продолжали свой путь. В обоих случаях, поравнявшись с ними, я выбрасывал в их сторону кусок мяса. В первом случае волчица моментально подошла к нему и съела; во втором случае, обнюхав мясо, пометила его мочой.

Ввиду того, что оба волка реагировали на меня спокойно, я считал законченным период приучения и начал искать возможные места будущего щенения. В течение 7 дней я обнаружил три наиболее подходящих логова в районе дневок. 12-го апреля я в последний раз видел волков в районе охотничьего домика на кордоне. То, что волки часто появлялись прежде именно в этом районе, подсказало мне вероятное место нахождения выбранного ими логова. Это логово находилось в 900 метрах от охотничьего домика и в 250 метрах от ручья, под нагромождением крупных валунов, покрытых толстым слоем мха. На расстоянии 150 метров от логова я выбрал наиболее удобное для наблюдения место и укрепил над ним (на дереве, в двух метрах от земли) ватник, который до того носил на себе"...

... "С 15-го апреля я начал постоянные наблюдения за логовом. Судя по следам на контрольных полосах (1 и 4 тропы), в период с 14-го по 16-е апреля к логову в ночное время подходил только матерый волк. 17-го апреля утренний обход контрольных полос показал, что в сторону логова по 4-й тропе прошли оба зверя, а выходной след принадлежал только матерому. В тот же день с наблюдательного пункта зарегистрировал выход из логова волчицы, которая, выйдя, улеглась у входа в него. Судя по скованности движений, ей было трудно ходить. Волчица лежала около пяти минут и почти все это время (не считая шести коротких интервалов) вылизывала гениталии. По наблюдениям в период с 17-го по 22-е апреля волчица никуда не удалялась, никакой звуковой активности не было зарегистрировано. 23-го апреля около полудня волчица вышла из логова, легла

недалеко от входа и начала интенсивно вылизывать гениталии. Было видно, что объем брюха у нее значительно уменьшился, что дало возможность предположить рождение щенков" .

Следует отметить, что во всех случаях наблюдения за шестью семьями через 2-4 дня после рождения щенков стая снова объединялась.

Интересно, что приучение доминирующих особей обеспечивало мне хорошие отношения и с другими членами группы. Это дало возможность вести наблюдения за стаей, как правило, с расстояния 15-100 метров, а в ряде случаев и с 5-10 метров. Во всех случаях я открыто следовал за волками и во время охоты, и при других их передвижениях. Кроме того, проводил наблюдения как у логова, так и у "Rendezvous sites".

Полученные результаты и их обсуждение

Прежде чем приступить к описанию процесса формирования хищнического и охотничьего поведения у дикоживущих волчат, считаю нужным привести материал, касающийся разнообразия охотничьих приемов взрослых дикоживущих волков.

24 апреля 1974 года. Боржомский государственный заповедник, лесничество "Зорети". На следующий день после рождения волчат матерый вынудил оленя спуститься по склону горы. В процессе преследования волк срезал путь, вскочил на круп оленя и вцепился в него зубами. Через 2-3 секунды волк сделал энергичный прыжок под углом приблизительно 45° относительно направления движения оленя. От сильного толчка жертва упала и не успела подняться – волк вцепился оленю в горло и не отпускал его до тех пор, пока не затихли конвульсии.

28 июня 1974 года. Там же. Волк выгнал на поляну (ширина 50, длина 850 метров), расположенную вдоль ручья, молодого самца оленя, пришедшего на водопой. Через 200 метров путь ему отрезали два волка. Один из них, сделав мощный прыжок, повис на правой лопатке оленя, вследствие чего тот замедлил бег. Между тем второй волк повис на его правом бедре, из-за чего олень потерял равновесие и упал. В тот же момент третий волк вцепился в пах оленя, а первый волк вскрыл ему горло.

25 апреля 1975 года. Гардабанский район – "Маквалцкали". Матерый волк, в семье которого 18 апреля родились четыре волчонка, вошел в группу молодняка крупного рогатого скота, пасущуюся в 8 километрах от его логова. Примерно через полминуты хищник приблизился к одному из телят и, толкая его щепцом и лапами, начал отгонять от стада. Эти действия очень напоминали игру. Отогнав теленка на расстояние около 200 метров, волк попытался его убить. В это время

пастухи, которые по моей просьбе не вмешивались в происходящее, вспугнули хищника выстрелами.

В свое время Динник (1904) описал один из приемов охоты группы волков, обитающих на территории Императорского Боржомского охотничьего хозяйства. Волки выгоняли оленей верх по склону, выходящему на высокий обрыв с почти вертикальной стеной. Олени, как правило, падали с этого обрыва. Тот же прием, используемый волками на том же месте, описан Т.Бараташвили (1985) и нами (Бадридзе, 1987 б). Поэтому приводить детали этого приема не считаю нужным.

Даже небольшое количество приведенных примеров свидетельствует о наличии у волка разнообразных охотничьих приемов. Это полностью подтверждают и существующие в литературе данные (Слудский, 1962; Собанский и соавт., 1976; Кудактин, 1978 а,б, 1979, 1982; Вырыпаев, 1980; Кочетков, 1980; Филимонов, 1980; Бараташвили, 1983; Корытин, Бибилов, 1985; Бадридзе, 1987 а,б, 1997; Mech, 1970; Frijlink, 1977; Allen, 1979). Для того чтобы разобраться, как у волков в природе формируется хищническое и охотничье поведение, следует привести материал, полученный во время наблюдений за дикоживущими волчатами. В хронологически описанном материале опущены моменты переноса детенышей родителями из одного логова в другое.

Наблюдения показали, что волчата выходят из логова примерно в возрасте 17 дней (по семьям: I – 16-й день, n=4 щенка; II – 18, n=6; III – 17, n=5; IV – 16, n=4; V – 18, n=7; VI – 16, n=6; всего 32 волчонка). В возрасте от 20 до 25 дней (по семьям: I- 23-й день, II-25, III-20, IV-23, V-22, VI-24) впервые съели отгрызнутое матерью мясо. Этот факт – свидетельство того, что к этому возрасту у волчат полностью реализуется врожденная положительная реакция на мясо, в общем характерная для хищных и считающаяся одним из основных выражений инстинктивной хищнической реакции (Слоним, 1967, 1976). Формирование данной реакции на конкретном этапе постнатального онтогенеза важно и потому, что она подготавливает основу для следующего этапа онтогенеза поведения волчат. В частности, самка рычанием и слабым покусыванием старается отучить 40-50-дневных детенышей от груди, и волчата полностью переходят на питание мясом. К 30 дневному возрасту в рацион волчат добавляется свежее мясо. В этот же период родители начинают приносить детенышам убитых грызунов, первая реакция которых на это очень интересна.

I семья. Волчата обнюхали грызуна, после чего потеряли к нему всякий интерес. Через несколько минут самка поскуливанием подзвала волчат к грызуну и, наподобие кошки, поддела мертвое животное лапой. В ответ на движение жертвы волчата стали ее обнюхивать (исследовательская активность). Их телодвижения при этом напоминали игру – чередовались припадание на передние лапы и отскакивание. Приблизительно через 20 секунд один волчонок схватил жертву и попытался убежать. У остальных волчат немедленно последовала типичная конкурентная реакция: они стали преследовать убегающего волчонка, и один из них схватил жертву. При этом волчата разорвали грызуна на части, и каждый съел добытый кусок.

Следует отметить, что в последующих случаях, когда родители приносили мелкую добычу (мелких млекопитающих, птиц), у волчат развивалось типичное хищническое поведение.

У волчат **II и IV семей** мы не смогли полностью зафиксировать развитие поведения при их первом контакте с жертвой. Как только волчица принесла им убитого грызуна, у них тотчас возникла полноценная исследовательская активность. Волчата обнюхивали жертву, при этом их движения, как в случае с I семьей, напоминали игру. Через несколько секунд один из волчат схватил жертву и забежал в логово, остальные последовали за ним. При последующих взаимодействиях с жертвой у волчат обеих семей наблюдалось одинаковое хищническое поведение.

При наблюдении за волчатами **III, IV и V семей** мы получили одинаковые результаты. Во всех случаях, когда родители приносили мелкую добычу, волчата сразу же начинали ее исследовать, что сопровождалось ярко выраженными поведенческими элементами, описанными выше. Во всех трех случаях один из волчат хватал жертву и пытался убежать, после чего начинались конкурентные взаимодействия, которые завершались разрыванием и съеданием жертвы. Во всех последующих случаях у волчат развивалось полноценное хищническое поведение.

Как видно из приведенного материала, ни в одном из вышеописанных случаев волчата сразу не поедали принесенную родителями жертву. Если считать хищническое поведение одной из форм инстинктивного поведения, описанный нами факт остается непонятным. Так же непонятно появление игрового поведения по отношению к мертвому грызуну. Следует особо подчеркнуть, что родители, в ряде случаев, целенаправленно обучают детенышей съедению грызуна, как потенциальной жертвы. Они, на виду у волчат, мышкуют и часть пойманных грызунов поедают. О достоверности этого факта свидетельствует и следующий материал. В этот период родители и другие члены семьи обучают волчат ловле грызунов, кузнечиков и других насекомых. К этому времени у волчат полноценно сформирована поведенческая реакция, т.н. "мышкование", которое подробно описано Фоксом (Fox, 1969). Исследование содержимого экскрементов волчат дало следующие результаты: к этому возрасту доля грызунов в рационе волчат составляет 30-40%, а насекомых – (Orthoptera, Coleoptera и др.) – 10-15%. В ряде случаев доля последних составляла до 90%. Приведенные данные свидетельствуют о большой результативности самостоятельной охоты волчат. С этого же времени родители, а иногда и другие члены семьи приносят детенышам различные части тела или куски крупной добычи. Периодичность такой кормежки зависит от частоты удачной охоты (как правило, раз в 3-9 дней). Если принять во внимание такую частоту успешной охоты, становится ясной значимость сформированных к этому времени приемов охоты на грызунов и насекомых. К тому же, возможно, именно тогда и привыкают волчата к запаху, вкусу и, исходя из этого, к видовой принадлежности потенциальной крупной жертвы. Следует подчеркнуть, что старшие члены семьи охотятся на довольно большом расстоянии от местонахождения волчат. После того как детенышам исполнится 3 месяца, родители ведут их к добыче и поедают ее вместе. Это происходит после того, как щенки становятся способны передвигаться на сравнительно большие расстояния. В этот же период они, по-видимому, знакомятся с видом самой жертвы, что может иметь большое значение для будущей специализации.

После того как волчатам исполняется 4-5 месяцев, родители после удачной охоты воем подзывают их к добыче. Это, по нашему мнению, должно играть важную роль для развития способности ориентации в пространстве с использованием при этом звуковой коммуникации. Параллельно с вышеописанными действиями, старшие члены семьи (не только родители) продолжают выкармливать детенышей отрыжкой. Так продолжается до тех пор, пока волчатам не исполнится 7 месяцев.

Наблюдения показали, что у 7-месячных волчат (-2, +3 недели) хорошо выражена исследовательская активность по отношению к следу потенциальной жертвы (объекта питания). Они активно идут по следу, но при появлении добычи не преследуют ее (даже если голодны), если охотятся без взрослых волков.

Кроме вышеописанного, у волчат время от времени проявляются напоминающие игру поведенческие элементы. Судя по всему, волчата в этом возрасте, тропя потенциальную жертву, связывают ее с объектом питания, но при этом у них все еще сильна реакция страха, что не позволяет им напасть на жертву. Без сомнения, опыт тропления потенциальной жертвы появляется именно в этот период, создавая основу для формирования в дальнейшем полноценной способности поиска жертвы (объекта питания). В этом же возрасте волчата начинали принимать участие в охоте взрослых особей, выполняя при этом только функцию преследователей (вместе со взрослыми).

При удачной охоте волчата находятся поблизости и пытаются принять участие в борьбе взрослых с добычей. В то же время у них хорошо выражена реакция страха, сопровождаемая рычанием. Иногда эта реакция переадресовывается, и волчата начинают покусывать друг друга. После умерщвления жертвы они разрывают ее вместе со взрослыми. Этот этап, видимо, очень важен для обучения охоте опосредованным путем. Такой форме обучения, как наиболее быстрой и экономичной, в литературе придается большое значение (Мантейфель, 1980). В этом возрасте у волчат все еще сохраняется реакция страха по отношению к крупной потенциальной жертве. Эта реакция постепенно затухает и к 9-месячному возрасту волчата начинают преследовать добычу самостоятельно, хотя преследуют не более чем на 100 метров, и время от времени включают в преследование элементы игры. К сожалению, приведенный материал не дает возможности объяснить причину возникновения здесь игровых элементов.

В 9-месячном возрасте у молодых волков во время охоты со взрослыми выявляется тенденция распределения функций. Данный феномен выражается в том, что молодые особи берут на себя различные функции: преследование, срезание пути, затаивание, изменение направления движения жертвы. Когда волчата достигают возраста 1-1,5 лет, эти функции уже полностью распределены. Этапы формирования хищнического и охотничьего поведения волка приведены в таблице 4.

	I	II	V		I	II	III	X
,5								
,5-5								
8								

Таблица 4.

Этапы формирования хищнического и охотничьего поведения волка.

I – возраст в месяцах;

II – питание мясом;

III – формирование хищнического поведения;

IV – охота на грызунов и насекомых;

V – знакомство с признаками крупной жертвы;

VI – тропление крупной жертвы;

VII – нахождение крупной жертвы без нападения;

VIII – охота вместе со взрослыми;

IX – полное распределение функций во время охоты.

Следует отметить, что к концу первого года жизни волчат начинается дополнительное перераспределение функций. В частности, во время непосредственной борьбы с жертвой молодые специализируются на конкретных приемах, направленных на определенные участки тела жертвы. В возрасте полутора лет эти функции распределены уже стабильно.

Особо следует подчеркнуть тот факт, что при срезании пути преследования жертвы полуторагодовалый волк может потерять ее из виду, но, несмотря на это, оказывается на ее пути через 100 и даже 200 метров. Это является прекрасным примером способности к экстраполяции направления движения, как яркого выражения рассудочной деятельности. Принципы развития и значение этой способности описаны в главе 1.4.

В литературе нам не встречался материал, объясняющий механизм распределения функций между членами стаи. На данном этапе исследования можно сказать, что, когда молодые волки достигают возраста 1,5 лет, функции распределены не только между переярками, но и между членами семьи как единой группы.

Полученный материал однозначно указывает на то, что родители и остальные взрослые члены семьи целенаправленно обучают детенышей хищничеству, вкусу, запаху, внешним признакам потенциальной жертвы и, наконец, охоте. Остается непонятным, почему 40-50-дневные волчата сразу же не поедают грызуна, впервые принесенного родителями, а съедают его только после разрывания. Неясна также мотивационная основа, на которой развивается исследование этой жертвы и поведение, напоминающее игру. Последнее имеет место во всех случаях, когда волчата все еще боятся потенциальной жертвы.

Как видно из материала, хищническое и охотничье поведение формируется поэтапно. На первом этапе волчата приучаются к охоте на мелких животных, что обеспечивает им суточную норму пищи приблизительно на 50%. На втором этапе они знакомятся с крупной потенциальной жертвой как с определенным объектом питания с присущими ему запахом, вкусом и внешним видом. Способность дифференцировать объект питания, возникающая на данном этапе онтогенеза, создает основу для развития в дальнейшем умения самостоятельного поиска (тропления) добычи. Становится ясно, что при обучении охоте большое значение имеет опыт, приобретенный индивидом эмпирическим путем. При этом особое место занимает и опосредованное обучение.

Распределение функций во время охоты несравненно увеличивает вероятность ее успеха. Исходя из этого, в процессе онтогенеза охотничьего поведения особенно важным считаем период начала распределения функций. К сожалению, при наблюдении за дикоживущими волками оказалось невозможным определить, за счет чего развивается и окончательно формируется этот феномен.

Из всего вышесказанного можно сделать главный вывод: ***в природных условиях родители целенаправленно обучают детенышей хищничеству, а затем охоте.*** Этот процесс развивается поэтапно:

1. родители впервые кормят волчат отрыжкой в возрасте около 20 дней, а свежим мясом – около 30 дней, что закрепляет свойственную хищным врожденную положительную реакцию на мясо; это служит подготовительным этапом для перехода на полный мясной рацион к 40-50-дневному возрасту детенышей;
2. к 40-50-дневному возрасту родители обучают их отношению к потенциальной жертве (мелкие животные), что является основным этапом формирования хищнического поведения;
3. сразу же после формирования хищнического поведения начинается следующий этап – формирования охотничьего поведения, во время которого родители обучают детенышей охоте на мелких животных;
4. в возрасте 1,5 месяца начинается следующий этап – обучение запаху и вкусу крупной потенциальной жертвы;
5. в 3-месячном возрасте родители ведут детенышей к добыче – начинается визуальное изучение жертвы, уже знакомой по запаху и вкусу; при этом, что не менее важно, волчата обучаются разделыванию крупной жертвы. Этот этап важен еще и тем, что волчата знакомятся с территорией, и это становится подготовкой к следующему этапу;
6. в возрасте 4-х месяцев волчата уже могут идентифицировать местонахождение родителей (по их вою) и, соответственно, самостоятельно ориентироваться в пространстве, находя благодаря этому, где родители добыли крупную жертву;
7. в 7-месячном возрасте у волчат полностью формируется исследовательская активность, направленная на след потенциальной жертвы, которая в этот период еще вызывает сильно выраженную реакцию страха.
8. с 9-месячного возраста волчата самостоятельно преследуют потенциальную жертву, однако напасть на нее не решаются из-за все еще не угасшей реакции страха;

9. в этом же возрасте, во время совместной со взрослыми охоты выявляется тенденция распределения функций между волчатами;
10. в возрасте 1,5 года начинается специализация во время непосредственного взаимодействия с жертвой. К этому возрасту у волчат полностью формируется способность экстраполяции направления движения, что значительно увеличивает вероятность успешной охоты.

Однако, наряду с этим, остаются неясными следующие вопросы:

1. на какой мотивационной базе формируется хищническое поведение? Исходя из этого, почему волчата не сразу поедают впервые принесенную родителями мелкую жертву?
2. почему у волчат (до 9-месячного возраста) при взаимодействии с потенциальной жертвой появляется реакция, похожая на игру?
3. по какому принципу формируются приемы при непосредственном взаимодействии с жертвой?
4. Без ответов на эти вопросы невозможно полноценно подготовить выращиваемых в неволе животных к реинтродукции в природу.

Глава 2.2.

Формирование хищнического и охотничьего поведения у выращенных в неволе волков и некоторых других хищных

Материал и методика

Для установления возраста, в котором появляется реакция на потенциальную жертву в процессе постнатального онтогенеза, волчатам с 20-дневного возраста через день предъявляли молодых крыс, наблюдая за их реакцией. Параллельно определяли мотивационную сущность реакции, возникающей у волчат при предъявлении им потенциальной жертвы. Важно было определить, как они ее воспринимают как объект питания или как движущийся предмет.

Для выяснения этого вопроса использовали радиоуправляемые подвижные тележки, на которые попеременно прикрепляли деревянные бруски, чучело крысы или кролика, изготовленное из проветренной или искусственной шкуры, тушки крыс или кроликов. Тележки попеременно двигались то в направлении хищника, то от него. Во всех случаях регистрировали поведение волчат до полной потери у них интереса к предлагаемому предмету. Одновременно с радиоуправляемыми предметами волчатам предъявляли взрослых лабораторных крыс и кроликов. В этих случаях наблюдали за способностью умерщвления и поедания жертвы волчатами. Такие эксперименты проводили с интервалом от 2 до 7 дней. Параллельно изучали способность формирования хищнического поведения путем опосредованного обучения (9 индивидов), т.е. за счет наблюдения за действиями взрослых особей или сеголеток.

Таким же методом изучали принципы формирования хищнического и охотничьего поведения у кошачьих. На первом этапе экспериментов этим хищникам предъявляли взрослых кроликов, на втором (за исключением пум) – коз.

Для оценки возрастных изменений способности к обучению неопытным волкам ($n=8$, возраст – от 7 месяцев до года) предъявляли разнообразный домашний скот и регистрировали хищническое поведение.

При изучении принципа формирования приемов нападения на жертву у волков, имеющих опыт охоты на мелких животных (возраст-1 год, $n=3$; и 2 года, $n=3$), им предоставляли возможность охоты на ослов (18 случаев). При этом определяли как направление первой атаки, так и участки тела жертвы, которые первыми подвергались нападению.

В отдельных экспериментах изучали формирование навыков групповой охоты. Эксперименты велись на шести группах волков (I – $n=3$; II – $n=4$; III – $n=6$; IV – $n=4$; V – $n=5$; VI – $n=4$).

Члены I, IV и VI групп не имели опыта охоты на крупную жертву, среди членов II группы такой опыт имел только один волк, из III группы – два волка, из V – три. Каждой группе жертва предъявлялась 4 раза. В каждом конкретном случае регистрировали взаимодействие каждого хищника с жертвой и друг с другом.

При изучении постнатального онтогенеза поведения обращали внимание на формирование приемов игры хищных между собой. Особый интерес для нас представляло значение игры для формирования приемов охоты.

В процессе наблюдения регистрировали все приемы, которые молодые животные применяли во время игры друг с другом и с неживыми предметами, и сравнивали их с приемами, применяемыми во время охоты как дикими, так и выращенными в неволе взрослыми волками.

Полученные результаты и их обсуждение

Эксперименты показали, что у волчат месячного возраста, независимо от пола, полностью сформированы реакции преследования и схватывания потенциальной жертвы. Эти реакции сформированы также у находившихся в эксперименте трехмесячных кошачьих. В случае поимки жертвы хищники периодически встряхивали ее до тех пор, пока она не переставала двигаться. После этого они, как правило, бросали жертву и начинали интенсивно ее обнюхивать. Параллельно с этим у них время от времени возникала реакция "пробы на зуб" (рис. 10А). При этом хищники часто перемещали жертву лапами, а если она двигалась или перемещалась самостоятельно начинали играть с ней (рис. 10Б).

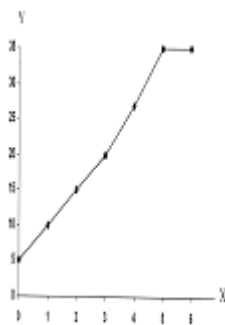


Рисунок 10.

*Реакция неопытного волчонка на потенциальную жертву (рисунок В.М. Смирин).
А – исследование с "пробой на зуб"; Б – игровое поведение.*

Поедание жертвы не наблюдалось ни в одном из случаев. Описанные реакции оставались типичными для представителей обоих семейств.

У 40-50-дневных волчат при виде удаляющихся предметов возникала реакция преследования (рис. 11А) и схватывания. При непосредственном контакте с ними у животного развивалось игровое поведение. Эти реакции полностью формируются к 2-3-месячному возрасту. При развитии игрового поведения хорошо выражена реакция "пробы на зуб". В случае остановки предмета волчата некоторое время продолжали играть и исследовать предмет, при этом часто перемещая его лапами. В конечном счете животное полностью теряло интерес к предмету. Принципиально схожие реакции развивались и у всех находящихся в эксперименте кошачьих.

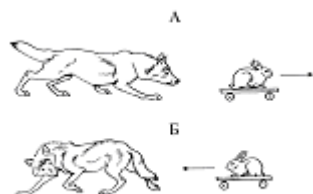


Рисунок 11.

Реакция на направление движения предмета.

А – преследование предмета, движущегося в сторону от хищника;

Б – избегание предмета, движущегося в сторону хищника.

Во всех случаях мы регистрировали время, в течение которого животные исследовали попадающие в поле их зрения предметы. Это время определялось как для голодных, так и для сытых животных. Статистический анализ материала показал, что время, затраченное голодными и сытыми животными на исследование предметов одинакового происхождения, не различалось (во всех случаях $p > 0,05$). Из таблицы видно, что изменяется продолжительность времени при исследовании предметов различного происхождения, где $p < 0,001$ (таблица № 5а, б).

В тех случаях, когда предметы двигались в сторону хищника, у него появлялась четко выраженная реакция избегания (рис. 11Б), а в некоторых случаях он отскакивал в сторону. Последняя реакция лучше была выражена у кошачьих. После 2-3 таких взаимодействий животные целенаправленно отскакивали в сторону таким образом, чтобы напасть на предмет сзади.

<i>Вид</i>	<i>Предмет исследования</i>	<i>Сытые</i>	<i>Достоверность различия</i>	<i>Голодные</i>
	Кусок дерева	55	$P>0,05$	55,5
Волк (n=78)	Чучело*	90,5	$P>0,05$	89
	Тушка*	139	$P>0,05$	140,5
	Кусок дерева	40,3	$P>0,05$	41,2
Тигр (n=3)	Чучело*	80,6	$P>0,05$	79
	Тушка*	115,8	$P>0,05$	117,5
	Кусок дерева	37,2	$P>0,05$	37,8
Леопард (n=3)	Чучело*	70	$P>0,05$	68,8
	Тушка*	100,6	$P>0,05$	100,3

Таблица 5а.

*Средняя продолжительность исследования предметов разного происхождения. * – кролик.*

Вид	П	$P<$	П	$P<$	П
Волк	Кусок дерева	$P<0,001$	Чучело	$P<0,001$	Тушка
Тигр	«.....»	$P<0,001$	«.....»	$P<0,001$	«.....»
Леопард	«.....»	$P<0,001$	«.....»	$P<0,001$	«.....»

Таблица 5б.

Достоверность различия времени исследования предметов разного происхождения. П – предмет исследования.

У хищников того же возраста при предъявлении им живой потенциальной жертвы (крысы, кролики) развивались такие же реакции, как и на радиоуправляемые предметы. Хищники убивали потенциальную жертву, как правило, при ее попытке к бегству. Это происходило из-за сильного смыкания челюстей при схватывании. После умерщвления жертвы (в случае, если шкура не повреждалась), продолжалась игровая и исследовательская активность с "пробой на зуб". В

процессе исследования особый интерес животных вызывали область живота и уши жертвы.

Через некоторое время животные утрачивали интерес к обездвиженной жертве и покидали ее. В тех случаях ($n=38$ для волков и $n=2$ для кошачьих), когда у жертвы при поимке повреждалась шкура, хищники прекращали всякую активность, кроме обнюхивания и облизывания поврежденного места, после чего съедали жертву. При следующем предъявлении потенциальной жертвы они демонстрировали полностью сформированное хищническое поведение, без всякой игровой и исследовательской активности. Животные преследовали жертву, ловили ее и съедали.

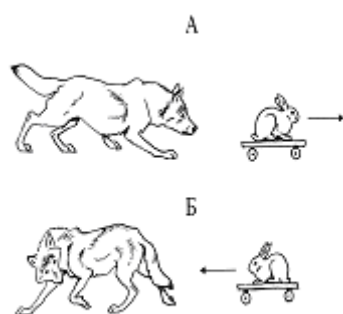


Рисунок 12.

Реакция неопытного в хищничестве зверя на потенциального конкурента.

А – у жертвы шкура не повреждена; Б – у жертвы шкура повреждена.

Особо следует подчеркнуть, что сильно различались реакции на потенциального конкурента в случае повреждения шкуры жертвы и тогда, когда она оставалась неповрежденной. Если шкура оставалась неповрежденной, при появлении потенциального конкурента (сородича или экспериментатора) хищники не реагировали на него, а в случае повреждения шкуры жертвы у них наблюдалась ярко выраженная агрессия по отношению к конкуренту (рис. 12 А,Б).

Исследуя хищническое поведение у животных разного возраста мы выяснили, что у неопытных хищников ($n=7$, от 7 месяцев до одного года) при виде потенциальной жертвы развивалась только исследовательская активность, без включения игровых элементов. Во время приближения потенциальной жертвы, независимо от ее скорости, у хищников развивалась пассивно-оборонительная реакция (рис. 13 А,Б,В,Г), а при увеличении дистанции между ними – хорошо выраженная реакция преследования и схватывания. В тех же случаях, когда жертва оказывала сопротивление, у хищных развивалась типичная агрессивная реакция со всеми присущими ей компонентами.

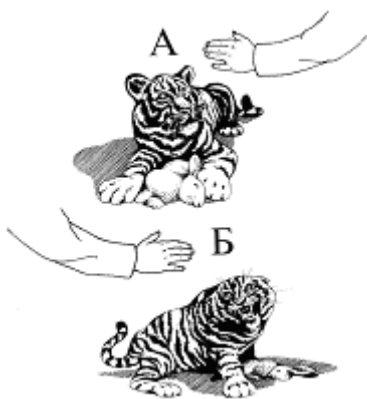


Рисунок 13.

Последовательность реакций неопытного годовалого волка на потенциальную жертву.

А – дистантное исследование;

Б – исследование при начальной стадии избегания;

В – начальная стадия пассивно-оборонительной реакции;

Г – рычание, во время пассивно-оборонительной реакции.

Волчата этого возраста съедали жертву только в том случае, если у нее повреждалась шкура. В тех случаях ($n=4$), когда шкура оставалась неповрежденной, после кратковременной исследовательской активности волки теряли к жертве всякий интерес, съедали ее только тогда, когда экспериментатор сам повреждал ее шкуру. При последующем предъявлении волкам потенциальной жертвы у них развивалось полноценное хищническое поведение.

По-другому развивались события, когда пятерым 2-летним волкам, не имеющим опыта хищничества, впервые предъявляли потенциальную жертву (овцу). Во всех случаях (10 опытов с каждым волком) у животных появлялась только дистантная исследовательская активность. Расстояние между ними сокращалось не больше чем на 2 м. Когда потенциальная жертва приближалась к хищнику, он отступал или отскакивал, сохраняя при этом "безопасную" дистанцию. Также развивались события и после предоставления хищникам возможности наблюдения за охотой опытных сородичей. Попытка охоты проявлялась только после того, как особям хотя бы два раза давали заранее убитую, не освежеванную жертву.

При исследовании принципов формирования приемов единоборства и обучения во время охоты на крупную жертву мы обнаружили, что хищник, как правило, целенаправленно обходил жертву и нападал на нее сзади. Первое нападение приходилось на круп, реже – на хвост или задние ноги. В тех случаях, когда попытка покорения жертвы оказывалась безуспешной, волки атаковали разные части ее тела. При последующей охоте хищники во время нападения на жертву использовали прием, оказавшийся успешным при предыдущей охоте.

Исследования принципов формирования навыков групповой охоты волков показали, что члены группы, не имеющие опыта охоты на крупную добычу, нападают на нее сзади и хватают за круп, хвост или задние ноги. При первой атаке хищники мешали друг другу, так как расстояние между ними было слишком маленьким. Уже после нескольких первых атак это расстояние увеличивалось до оптимального, после чего животные больше не мешали друг другу. Следует

отметить, что, когда расстояние между особями увеличивалось, возрастало и количество атакуемых участков тела жертвы, в результате чего покорить ее было гораздо легче. В процессе апробирования разнообразных вариантов расстояние между индивидами оставалось оптимальным.

Наблюдения за остальными группами показали, что и в них события развивались аналогично описанным. Разница состояла лишь в том, что опытные члены группы начинали охоту с приема, оказавшегося успешным при предыдущей охоте, а неопытные – атаковали жертву сзади и хватали ее за круп, хвост или ноги.

Многочисленные наблюдения за каждой группой показали, что в процессе накопления опыта единоборства с крупной жертвой у хищников развивалась тенденция преимущественной атаки определенных участков тела жертвы. Такая специализация обусловлена физическими и психологическими особенностями индивидов. Так, например, слабые особи атакуют внешнюю сторону бедра или область лопаток, сильные – живот, голову или ноги. В тех случаях, когда одного из членов группы отпускали для нападения на жертву позже остальных, он вначале атаковал свободную от нападения часть тела, но затем в течение нескольких секунд перемещался к желаемой области.

Обсуждение принципов и механизмов формирования хищнического и охотничьего поведения мы проводили в соответствии с последовательностью их развития в процессе постнатального онтогенеза.

До обсуждения полученного материала следует уточнить, что до сих пор подразумевалось под врожденным хищническим поведением. Это облегчит формулирование выводов из полученного материала. *Под врожденным хищническим поведением подразумевается тот врожденный поведенческий комплекс, который направлен на поимку и поедание жертвы.*

Из полученных результатов следует, что реакция преследования и схватывания потенциальной жертвы у волков полностью формируется к месячному возрасту. К сожалению, нам не удалось установить время формирования этих реакций у кошачьих, так как мы получили этих животных уже в возрасте 3 месяцев, когда данные реакции у них уже были полностью сформированы. Нам достоверно известно, что до того, как они попали к нам, их кормили молодыми кроликами. Принимая во внимание результаты экспериментов с подвижными радиоуправляемыми предметами, мы пришли к выводу, что указанные реакции не являются составной частью пищедобывательного процесса. Эти реакции – определенная форма исследовательского поведения. Реакции хищников на движущиеся объекты описаны у Эйбл-Эйбесфельдта (Eibl-Eibesfeldt, 1961), Фокса (Fox, 1969), Винсента и Бэкоффа (Vinsent & Bekoff, 1978). По мнению этих авторов, движение потенциальной жертвы вызывает ее преследование хищником. Фокс (Fox, 1969) считает, что игровое поведение, элементы которого мы наблюдали при первом взаимодействии молодых животных с потенциальной жертвой, является организующим фактором ее умерщвления. Юэр (цитировано по Vinsent & Bekoff, 1978) подчеркивает, что поведение, которое в таких случаях интерпретируется как игра, возможно, является активностью, возникающей при неудаче в достижении цели. В свое время мы отмечали, (Бадридзе, 1987 а,б), что элементы игры часто появляются при сильном нервном напряжении и являются одним из

инстинктивных и вместе с тем эффективных способов его снятия. В описанном нами материале возникновение этой формы поведения станет понятным, если учесть, что при исследовании неизвестных объектов у животных появляется сильное нервное напряжение (т.н. "эффект новизны"). На фоне описанного поведения возникновение игры является той инстинктивной формой поведения (смещенная активность), которая облегчает непосредственный контакт хищника с потенциальной жертвой при первой встрече.

Как видно из нашего материала, умерщвление потенциальной жертвы при первом контакте с ней не совершается целенаправленно. Если она оказывает сопротивление во время ее "пробы на зуб", у хищника развивается агрессивная реакция, что увеличивает вероятность случайного умерщвления жертвы.

Анализ исследования хищниками различных движущихся объектов показал, что наибольший интерес у них вызывают предметы, обладающие животным запахом и покрытые шерстью. Наличие такой реакции несравненно увеличивает вероятность непосредственного контакта с жертвой и в конечном счете приводит к ее умерщвлению. Как показал Фентресс (Fentress, 1967), множество псовых преследуют тот объект, который удаляется от них и, в то же время, убегают от движущегося на них объекта. В наших экспериментах схожие результаты получены на представителях обоих семейств. Однако следует подчеркнуть, что и псовые, и кошачьи очень скоро обучаются целенаправленно пропускать движущийся на них предмет и нападать на него сзади. Способность к такому обучению делает в дальнейшем более безопасной охоту на крупную жертву, фронтальное столкновение с которой может быть опасным для хищника. Согласно нашим данным, для формирования хищнического поведения необходимо чтобы животное убедилось в съедобности потенциальной жертвы. Осуществление же самого акта еды происходит после восприятия запаха, вкуса крови и ее вида. Это подтверждается и тем фактом, что хищники не охраняют от потенциальных конкурентов убитую ими добычу, если ее шкура не повреждена. При повреждении же шкуры жертвы ее защита происходит на фоне ярко выраженной агрессивной реакции. Именно после первого поедания жертвы у хищных формируется хищническая реакция, как единый поведенческий комплекс.

Из вышесказанного можно заключить, что реакция неопытного хищника на потенциальную жертву является составной частью исследовательского поведения, а хищническое поведение, как форма пищевого поведения развивается после установления хищником факта ее съедобности. Мотивационная основа первого и второго абсолютно различны. В свое время Винсент и Бэкофф (Vinsent & Bekoff, 1978) высказали мнение, что, поскольку голод и питание связаны друг с другом, то с ними должно быть связано и хищническое поведение; они допускают, что койоты, возможно, "ассоциируют" жертву с едой. Согласно нашим данным, подобная ассоциация возникает именно после установления факта съедобности жертвы. У неопытных хищных питание и умерщвление потенциальной жертвы мотивационно не связаны друг с другом. Исходя из этого, можно заключить, что хищническое поведение представляет собой форму пищевого поведения, мотивация которого возникает при восприятии живого, потенциального объекта питания. Охотничье же поведение подразумевает форму пищедобывательного поведения, которое может развиваться только после формирования хищнической реакции и на ее базе.

Итак, реакция неопытных и опытных волчат на потенциальную жертву различается по своей мотивационной основе и является в первом случае – исследовательской, а во втором – пищедобывательной (охотничьей). Врожденное предпочтение, которое неопытные животные отдают предметам, покрытым шерстью и имеющим животный запах, повышает вероятность их контакта с потенциальной жертвой со всеми вытекающими из этого последствиями.

Наблюдения показали, что у молодых животных хорошо выражена способность обучения хищничеству, опосредованного наблюдением за другими особями. Как отмечалось в главе 2.1, такой же феномен имеет место и у дикоживущих молодых волков. Существование его значительно упрощает и, в конечном счете, ускоряет формирование хищнического поведения. Это становится особенно важным, если учесть, что у 7-месячных волков, не имеющих опыта охоты, значительно затруднен процесс непосредственного контакта с потенциальной жертвой, а с 2-летнего возраста это практически невозможно. По нашему мнению, основной причиной этого является исчезновение некоторых врожденных реакций, проявляющихся только в определенные периоды постнатального онтогенеза в процессе постнатального онтогенеза. В этом случае игра выполняет функцию снятия нервного напряжения.

При изучении принципов формирования поведения охоты на крупную жертву мы обнаружили, что у хищных ярко выражена реакция нападения на жертву сзади. Эту реакцию, на первый взгляд, следует отнести к разряду инстинктивных реакций, так как, согласно существующим в литературе данным (Mech, 1975; Hanshaw et al, 1979; Leyhasen, 1979) и нашим наблюдениям, этой реакцией обладают как неопытные, так и имеющие опыт хищные. Для полного освещения данного вопроса необходимо привести наш материал о развитии игрового поведения между сеголетками.

В данном случае игра представляет интерес с точки зрения ее так называемой экзогенной функции. Исходя из этого, игра с партнерами будет рассматриваться соответственно с позиции "теории практики", автором которой является Карл Гросс (Groos, 1898). Эту теорию в дальнейшем развили Алдис (Aldis, 1975) и Ллойд-Морган (по Фабри, 1993). Рассмотрение полученного нами материала с этой позиции дает возможность определить значение игры как в процессе формирования приемов единоборства с крупной жертвой, так и охотничьего поведения взрослых животных в целом.

Полученный материал свидетельствует, что у волчат игровые элементы впервые появляются в возрасте 18-21 дня, что близко литературным данным (Фабри, 1993). Понятно, что появление игровых элементов сопровождается увеличением интенсивности моторной активности. Следует отметить характерные для этого периода следующие виды моторной активности: покусывания в горло или в шею, удары лапами. Этапы формирования игровых элементов приведены в таблице 6. Как видно из таблицы, появление новых элементов игры завершается к 2-месячному возрасту. Усложнение игры происходит в последующий период за счет совершенствования отдельных элементов и увеличения количества вариантов их комбинирования.

	I	II	V		I	II	III
8-21							
9-21							
3-26							
0-37							
0-42							
2-44							
2-50							
0							

Таблица 6.

Этапы формирования разных элементов игрового поведения.

I – возраст в днях;

II – удар лапами;

III – хватка за горло или загривок;

IV – встряхивание во время хватки за горло;

V – укладывание партнера на землю применением грубой силы;

VI – укладывание партнера на землю применением подсечки;

VII – схватывание пастью разных частей тела партнера;

VIII – завершение формирования элементов игры.

Во время игры в возрасте 40-50 дней формируется реакция хватания ртом различных частей тела партнера. Параллельно с этим необходимо привести материал, который выявляет основные атакуемые участки тела потенциальной жертвы как опытными хищниками, так и животными, не имеющими опыта охоты. Как видно из иллюстраций, атаки во время игры (рис. 14А) и во время охоты (рис. 14Б) направлены на одни и те же участки тела.

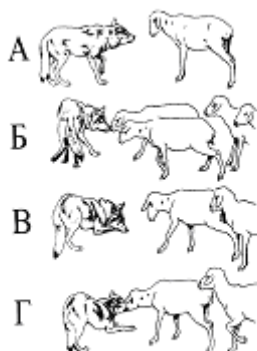


Рисунок 14.

*Основные участки тела на которые направлена атака хищника.
А – во время игры со сверстниками; Б – во время охоты.*

Анализ материала приводит к выводу, что в ювенильном периоде игра с собратьями обеспечивает формирование и совершенствование (до первой охоты) тех поведенческих элементов, без которых невозможно осуществление первой охоты. Исходя из этого, игра позволяет животным без риска для жизни совершенствовать пригодные во взрослой жизни поведенческие элементы. В связи с этим Фабри (1993) пишет, что во время игры возможно совершенствование поведенческих элементов до тех пор, пока несовершенство поведения не предстанет перед "судом" естественного отбора. Из этого следует, что результат взаимодействия хищника с крупной жертвой тесно связан с опытом, первоначально получаемым индивидом во время игры с сеголетками. Закономерность последующего развития взаимодействий хищника с жертвой показывает, что приемы единоборства с ней совершенствуются методом проб и ошибок, что не исключает формирование новых элементов тем же способом.

Самой сложной формой охотничьего поведения является коллективная (групповая) охота. Мы уже касались некоторых аспектов взаимодействий хищника с жертвой. Как отмечалось выше, при нападении на жертву очень важно установление оптимальной дистанции между хищниками. Указанный навык формируется при первой же атаке, что увеличивает возможность "покорения" жертвы. Надо отметить, что во время групповых игр при нападении на "жертву" волчата учились держаться на некотором расстоянии друг от друга. На данном этапе онтогенеза трудно выявить какую-либо закономерность в выборе той или иной области тела "жертвы" при атаке на нее, однако около шеи обычно оказывались одни и те же волчата. Что касается приоритетного выбора определенного участка тела взрослым волком при нападении на жертву, то он полностью зависит от физической силы и психологической особенности хищника. Именно разнообразие индивидуального психологического склада и постоянное совершенствование охотничьих приемов, определяет их разнообразие.

Как уже отмечалось, под хищническим инстинктом подразумевают врожденную реакцию, направленную на поимку и съедание жертвы. Анализ полученного материала позволяет сделать вывод, что **у крупных млекопитающих хищническое поведение (как единый поведенческий комплекс) не является врожденным.** Эта приобретенная форма поведения формируется на

основе таких инстинктивных реакций, как преследование движущихся объектов и их схватывание. К тому же, становится ясным, что хищническое поведение, как одна из форм пищевого поведения, формируется на основе врожденной положительной реакции на кровь. *Именно тот факт, что хищническое поведение (как единый поведенческий комплекс) не является врожденным, дает возможность формирования многообразных индивидуальных приемов охоты*, описанных многими авторами (Кудактин, 1978а,б; 1982; Вырышаев, 1980; Кочетков, 1980; Филимонов, 1980; Корытин, Бибииков, 1985; Бадридзе, 1987а,б, 1996, 1997; Allen, 1979; Mech, 1981 и мн.др.).

Вернемся к реакции схватывания, включая и "пробу на зуб". Полученный нами материал свидетельствует, что элементы, входящие в этот комплекс реакций, обладают исследовательской функцией. Исследовательская реакция принадлежит к группе мотивационных реакций (Шулейкина, 1971, т.н. Павловский рефлекс "что это такое"). Но, как отмечает автор, мотивационное возбуждение может быть вызвано внешним раздражителем тогда, когда внутренняя среда организма сбалансирована. Функцией ориентировочно-исследовательской реакции является не столько "получение добавочной информации о новом раздражителе, сколько составление оптимальной программы действий, для чего необходимо учитывание течения действия и его результата" (Гращенко, Латаш, 1965, с.272).

Когда речь идет о реакциях преследования и схватывания движущихся предметов, следует напомнить высказывание Мича, согласно которому "... у волка нет врожденной склонности к убийству. Точнее, он рождается с определенными признаками, которые дают ему возможность научиться убивать" (Mech, 1981, с.138). То же самое, как видно, можно сказать и о любых крупных хищных. Именно такими врожденными реакциями и являются преследование и схватывание, которые с большей вероятностью сопровождаются умерщвлением жертвы. Само же хищническое поведение развивается вслед за установлением факта съедобности жертвы, после (что очень важно) повреждения ее шкуры. Как уже отмечалось, Винсент и Бэкофф (Vinsent & Bekoff, 1979) считают, что, поскольку голод и питание связаны друг с другом, то и хищническое поведение должно быть связано с ним. Они допускают, что койоты, возможно, могут "ассоциировать" жертву с едой. По нашим данным, подобная ассоциация образуется именно после установления хищником факта съедобности жертвы.

Как мы уже выяснили, реакция неопытных и имеющих опыт охоты на потенциальную жертву хищников различается по своей мотивационной основе. В первом случае это исследовательская, во втором – пищедобывательная (хищническая) форма поведения. Тот факт, что у неопытных хищных ярко выражена положительная реакция на покрытые шерстью и имеющие животный запах предметы, несравненно увеличивает вероятность непосредственного контакта хищника с потенциальной жертвой со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Как уже отмечалось, навыки единоборства с крупной жертвой формируются по принципу проб и ошибок. Такая система обучения нападения на жертву дает возможность формирования оптимальных приемов единоборства. Следует учесть и то, что, исходя из индивидуальных свойств хищника, использование принципа

проб и ошибок в рамках каждого вида обеспечивает формирование оптимальных индивидуальных приемов, причем в большом разнообразии.

Как было показано, для обеспечения формирования хищнического поведения большое значение имеет опосредованное обучение. По определению Мантейфеля (1980), при опосредованном обучении "приобретенные элементы поведения формируются без непосредственного воздействия безусловного раздражителя" (с.84). Из вышесказанного следует, что факт съедобности жертвы устанавливается и во время наблюдения за поведением других особей (старших или того же возраста). Существование феномена опосредованного обучения ускоряет формирование хищнического и охотничьего поведения.

Из всего вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. реакция молодого, неопытного хищника на потенциальную жертву входит в состав ориентировочно-исследовательского поведения и не связана с хищническим (пищедобывательным) поведением. особый интерес у молодых неопытных животных вызывают покрытые шерстью и обладающие животным запахом предметы, что увеличивает вероятность непосредственного контакта хищника с потенциальной жертвой со всеми вытекающими отсюда последствиями;
2. хищническое поведение, как форма пищедобывательного поведения, формируется после установления факта съедобности потенциальной жертвы, после чего эта ориентировочно-исследовательская реакция по своей мотивационной основе становится пищедобывательной и в корне отличается от реакции неопытного животного;
3. у молодых хищников хорошо выражена способность опосредованного обучения хищническому и охотничьему поведению;
4. у неопытных хищных с возрастом затрудняется процесс непосредственного контакта с потенциальной жертвой, что вызвано угасанием необходимых для этого инстинктивных форм поведения.
5. для формирования охотничьих приемов большое значение имеет игра молодых животных, во время которой формируются и совершенствуются приемы нападения. Этот период является подготовительным этапом, который несравненно увеличивает вероятность безопасности хищника при первой охоте на крупную добычу и успех самой охоты;
6. приемы единоборства с крупной жертвой совершенствуются по принципу проб и ошибок.

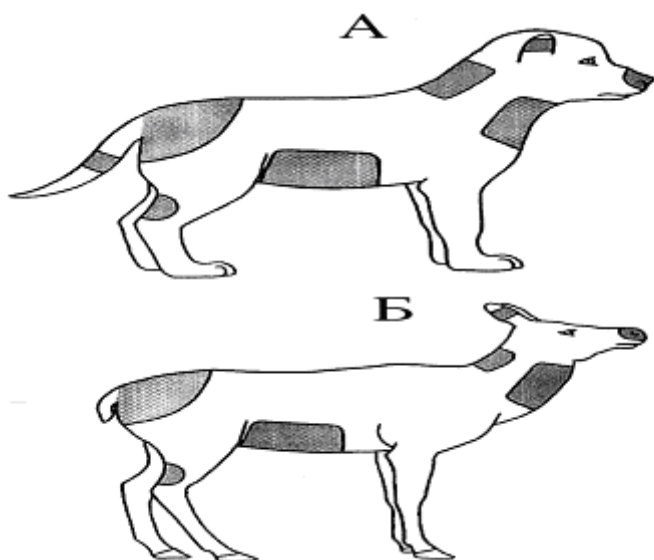
РАЗДЕЛ 3 ВОПРОСЫ, СВЯЗАННЫЕ С РЕИНТРОДУКЦИЕЙ

Глава 3.1 Реинтродукция в природу выращенных в неволе крупных хищных млекопитающих

Материал и методика

Метод разрабатывался в вольерных (100 м²) и в полевых условиях, на выращенных в неволе 22 взрослых волках (*Canis lupus cubanensis* Ognev), разделенных на 4 группы. **I группа** – 2 >, **II группа** – 8 > и 4 +, **III группа** – 2

> и 2 +, **IV группа** – 3 > и 1 +. У всех животных было полностью сформировано охотничье поведение, и все обладали прочным опытом. Следует отметить, что члены первой и второй групп с 2-недельного возраста росли вместе. Эксперименты в условиях неволи проводились также на 3 тиграх (*P.t.altaica*, 1 + и 2 >; *P.t.corbetti*, 1 >), на 3 леопардах (*P.p.pardus*, 1 + и 2 >); в полевых условиях – на 20 сторожевых собаках, агрессивных по отношению к незнакомым людям, на 67 собаках, лояльных к незнакомым людям (10 групп), на 24 взрослых козах, 11 лошадях и 16 ослах.



Рисунок

Район реинтродукции волков на Тriaлетском хребте.

15.

Для реинтродукции волков выбрали отрезок Мцхетско-Горийского районов Тriaлетского хребта (рис. 15). Выбор этих участков обусловлен тем, что вследствие принятой в тот период премиальной системы награждения за уничтожение хищников волк здесь был практически истреблен, а его экологическую нишу заняли одичавшие собаки. По нашим данным, в 1975 году на означенных участках Тriaлетского хребта обитало до 700 одичавших собак. В пользу этого выбора говорило и наличие пастбищ на этих участках, которые интенсивно использовались, тем самым создавая сложнейшие и поэтому наилучшие условия для апробации нашего метода.

Описание выбранной для реинтродукции территории

Мцхета-Горийский отрезок Тriaлетского хребта представляет собой крайнюю восточную часть Аджаро-Тriaлетской горной системы, длиной 153 километра. Ширина хребта колеблется в пределах 25-40 километров. Большая часть ширины приходится на северный склон хребта, интенсивно дренированный притоками реки Куры. На выбранном нами участке максимальная высота составляла 2249 метров. Растительный покров хребта представлен скальными ксерофитами, буком, елово-пихтовыми и сосновыми лесными массивами. В субальпийской зоне – множество лугов с хорошо развитым растительным покровом.

На участке, выбранном для реинтродукции, из крупных млекопитающих обитали: около 1700 особей косули, большое количество кабанов, приблизительно 25 оленей, около 700 одичавших собак. Из мелких млекопитающих характерными являются заяц, лесная мышь и кустарниковая полевка, белка, соя, еж, белозубка, бурозубка.

Условия ознакомления волков с выбранной для реинтродукции территории

До освоения территории, выбранной для реинтродукции, у волков было сформировано охотничье поведение. За 6 месяцев до реинтродукции мы начали приучать животных к выбранной для этого территории. Ежемесячно, в течение 2 недель вывозили животных на выбранную территорию и выпускали их без применения ограничивающих движение средств.

Первые 2 недели освоение территории волками происходило по нашей инициативе. Это выражалось только в выборе направления движения. Ежедневно, на протяжении 6 часов мы ходили по предварительно изученным тропам обитающих здесь зверей. Кроме этого, вместе с волками мы отправлялись к местам скопления копытных (дневные и ночные места отдыха, водопоя). В этот период животным ежедневно давали 2/3 полного мясного рациона. Через 2 недели волкам предоставляли полную самостоятельность. При этом в течение одного месяца их кормили через день, а начиная с третьего месяца, давали мясо только при их возвращении в лагерь. С этого времени перемещение животных контролировали только с помощью тропления. Для полного исключения ошибки в идентификации наших животных в порцию мяса для подкормки подкладывали куски пастэли, изготовленной на основе воска, или пищевую краску в желатиновых капсулах. Это давало возможность идентифицировать зверей по цвету экскрементов. Кроме того, анализ экскрементов производили для установления видов животных, добытых волками. За 40-50 дней до реинтродукции начинали выработку реакции избегания незнакомых людей. У животных всех видов ее вырабатывали с помощью прикрепленного к ошейнику электроразрядного стимулятора: электроды которого плотно касались шеи. Напряжение разряда составляло до 300 вольт.

Реинтродукцию волков осуществляли приблизительно за неделю до начала гона.

Метод выработки реакции избегания незнакомых людей и домашних животных

Волки. Во всех случаях эксперименты проводились как на сытых, так и на голодных животных. В экспериментах участвовали 36 незнакомых для животных добровольцев из представителей местного населения.

Реакция избегания незнакомых людей вырабатывалась следующим образом: на участке площадью в 1 га незнакомец оставлял следы, пересекая этот участок в 2-4 направлениях. Затем на данный участок выпускали волка, который до того находился в легкой клетке с непрозрачными стенами. После изучения им участка

и следов (через 3-5 мин.) появлялся незнакомец. Спустя 5 секунд после его появления, с помощью радиоуправляемого электростимулятора животное получало сильное электрическое раздражение. Такие эксперименты проводили ежедневно 4-5 раз на разных участках. После окончания каждого эксперимента волков помещали в клетку с непрозрачными стенами, чтобы они не могли видеть незнакомых людей. Во всех экспериментах добровольцы имели с собой различные предметы: рюкзак, сумку, вязанку соломы, хворост, ружье, палку; или были без всяких предметов. Максимальный возраст добровольцев – 70 лет, минимальный – 15.

Описанные эксперименты проводили до выработки прочной реакции избегания незнакомых людей. Реакция считалась прочной, если волки избегали незнакомых людей без использования электрического раздражения не менее чем в 100 опытах. Кроме того, необходимым условием было отступление на дистанцию, недоступную для выстрела.

Выработка реакции избегания домашних животных с помощью того же аппарата начиналась со дня освоения выбранной для реинтродукции территории. В этом эксперименте волков подвели к стаду овец или крупного рогатого скота, или к одиночным животным. При попытке приближения к ним или нападения на них хищник получал болевое электрическое раздражение. Эксперименты проводились до выработки прочной реакции избегания домашних животных, когда после 4-дневной пищевой депривации волки не подходили к домашним животным: несмотря на отсутствие электрического раздражителя. Прочность реакции испытывалась в 100 пробах.

К моменту реинтродукции у всех животных выработали прочную реакцию избегания незнакомых людей и домашних животных. Наблюдения проводили в течение 4 лет после реинтродукции (в среднем 1100 часов на одну группу); наблюдались как реинтродуцированные животные, так и их потомство (первое и второе поколение). На всех реинтродуцированных животных надевали металлический ошейник с указанием его номера, моей фамилии, адреса института, а также обязательства, согласно которому человеку, добывшему данное животное, полагается денежное вознаграждение, вдвое превышающее премию, обещанную правительством за уничтожение волка (подобная премиальная система существовала до 1993 года). Это делалось с целью получения информации о возможности добывания реинтродуцированных волков.

Собаки. Основной целью работы с этими животными было испытание нашего метода, как на лояльных, так и на агрессивных (в результате специальной дрессировки) по отношению к незнакомым людям собаках. Реакция избегания вырабатывалась так же, как у волков, с той лишь разницей, что у собак ее вырабатывали только относительно незнакомых людей.

Кошачьи. Основной целью работы с этой группой была проверка пригодности нашего метода **для других крупных млекопитающих. Ввиду нецелесообразности реинтродукции тигра и данного подвида** леопарда на территорию Грузии эксперименты проводились только в условиях неволи.

Всем подопытным кошачьим один раз в неделю давали живой корм (кролики, козы), а в остальное время – мясо. После полного формирования охотничьего поведения начинали выработку реакции избегания живого корма по вышеописанному методу.

Домашние копытные. Выбор домашних копытных был обусловлен тем, что исторически эти животные лояльны к человеку. Все находящиеся в эксперименте животные принадлежали пастухам. Метод выработки реакции избегания незнакомых людей был таким же, как в описанных случаях.

Полученные результаты и их обсуждение

Скорость выработки реакции избегания домашних животных

Как уже отмечалось, у волков вырабатывали реакцию избегания домашних животных с самого начала освоения территории, выбранной для реинтродукции. Скорость выработки реакции избегания домашних животных у волков показана в таблице 7, а в таблице 8 показана скорость выработки реакции избегания живого корма у кошачьих.

	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание
Сроки (в днях) выработки реакции	3-5	6-10	20-35

Таблица 7.

Скорость выработки реакции избегания домашних животных у волков.

Вид	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание
Тигр (n=3)	7-9	10-15	25-35
Леопард (n=3)	2-6	9-15	23-30
Сроки (в днях) выработки реакции			

Таблица 8.

Скорость выработки реакции избегания живого корма (кролики, козы) у кошачьих.

Освоение выбранной для реинтродукции территории

В первую неделю после выпуска животных на территорию, выбранную для реинтродукции, наблюдались т.н. "перебегания" между ближайшими предметами, выделяющимися своими размерами или цветом (валун, большое дерево и др.). В этот период у животных ярко выражалась реакция тревоги. После исследования указанных объектов волки в течение 1-2 минут метили их мочой или экскрементами. Затем реакция тревоги исчезала, но, как только мы вместе с волками удалялись от знакомой территории, реакция возникала снова и возобновлялось интенсивное мечение территории. Абсолютно противоположной была реакция на след зверя. В этом случае ярко выражалась интенсивная исследовательская активность, без признаков тревоги, а на экскременты – реакция Тергора. Во всех случаях волки стремились идти по следу. Надо отметить, что в течение первой недели животные шли по следу, как по его направлению, так и против него (50% на 50%). Со второй недели частота исследования по направлению следа возрастала и к 24-му дню достигала 90%. В течение первых 2 недель во время совместных перемещений волки целенаправленно контролировали нашу реакцию на элементы среды и старались держаться на расстоянии визуального контакта. Находясь в поле, волки тратили большее количество энергии, чем могли восстановить из получаемой от нас пищи. Из-за систематического недоедания на 4-6 день (по группам **I** – 5-й день, **II** – 4-й день, **III** – 6-й день, **IV** – 5-й день) животные стали охотиться на грызунов, вследствие чего полностью удовлетворяли свою потребность в еде. С третьей недели освоения территории волкам предоставляли возможность свободного перемещения, но, вместе с тем, продолжали систематически следовать за ними. В этот период для волков был характерен активный поиск добычи по следу.

Опишем поведение волков при первом самостоятельном выходе на охоту.

Первая группа (n=2). 20-й день освоения территории. Волки вышли на стадо кабанов, в котором было 3 самки и более 8 поросят 2-3-месячного возраста. Увидев кабанов, хищники сразу же напали на них, но самки и поросята разбежались в разные стороны. Волки бросились вслед за самкой, затем вернулись и стали интенсивно исследовать след.

Вторая группа. (n=12) 23-й день освоения. Волки обнаружили след косули, пошли по нему и вышли на самца. Расстояние между ними составляло 50 метров. Волки и косуля одновременно заметили друг друга, в течение нескольких секунд смотрели друг на друга, после чего волки попытались напасть на нее. Косуля убежала только тогда, когда расстояние между ними сократилось до 15-20 метров. Приблизительно через 150 метров мы потеряли животных из виду и нашли только спустя 40 минут на расстоянии 400 метров от места первой встречи с косулей. Волки лежали вокруг ее скелета.

Третья группа. (n=4) 25-й день освоения. Волки побежали по следу, идентифицировать который не удалось из-за сухого грунта. Приблизительно через 2 минуты я услышал звуки ломающихся ветвей, рычание волков и визг жертвы. С помощью этих звуков обнаружил волков, которые к этому моменту уже завалили подсвинка (возраст жертвы – примерно 1 год). Волки распоролы добыче живот и начали есть.

Четвертая группа. (n=4) 14-й день освоения. Волки случайно наткнулись на косулю, которая не заметила их. Она находилась в конечной части короткого ущелья, заканчивающегося тупиком. Волки сразу напали на косулю и убили ее на месте.

* * *

С третьего месяца освоения территории волки самостоятельно перемещались повсюду. Площадь территории, к концу третьего месяца освоенной волками при совместном с нами перемещении, приведена в таблице 9.

Следует отметить, что первая и вторая группы были реинтродуцированы на одну и ту же территорию, с интервалом в один год. Ввиду этого во время освоения новой территории второй группой, она часто объединялись с первой.

	I группа	II группа	III группа	IV группа
Площадь освоенной территории и (км ²)	150	250	200	200

Таблица 9.

Площадь территории, освоенной волками к концу третьего месяца.

В этот период волки возвращались в лагерь не более одного раза в неделю. Животные должны были привыкнуть к самостоятельному существованию, поэтому мы редко следовали за ними. Перемещение волков контролировали с помощью тропления. Работа со следом выявила, что волки любых групп избегали населенных пунктов, не приближаясь к ним ближе, чем на 2 километра.

Анализ экскрементов показал, что рацион реинтродуцированных волков состоял только из диких животных. Рацион волков (по группам) к концу третьего месяца освоения территории показан в таблице 10.

Группы	Олень	Косуля	Кабан	Грызуны и др.	Одичавшая собака	Скот
I	0	2	4	всегда	0	0
II	1	5	10	всегда	2	0
III	0	3	8	всегда	1	0
IV	2	2	5	всегда	1	0

Таблица 10.

Виды животных, составлявших рацион волков в течение одного месяца.

Из таблицы видно, что к этому моменту освоения территории все группы добывали корм в достаточном количестве. Поэтому, начиная с четвертого месяца, животным не давали дополнительной пищи. До момента реинтродукции, т.е. до конца шестого месяца каких-либо значительных изменений с точки зрения добывания пищи или площади освоенной территории не наблюдалось.

Результат выработки реакции избегания незнакомых людей

Этапы и скорость выработки реакции избегания у различных видов животных показаны в таблицах 11, 12, 13, 14.

	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание на 10-15 метров	Полное избегание
Сроки выработки реакции (дни)	5-6	10-12	16-18	30-40

Таблица 11.

Волки (n=22). Этапы и скорость выработки реакции избегания незнакомых людей.

	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание на 10-15 метров	Полное избегание
Сроки выработки реакции (дни)	7-8	10-15	15-22	30-45

Таблица 12.

Этапы и скорость выработки реакции избегания незнакомых людей у агрессивных собак (n=20).

	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание на 10-15 метров	Полное избегание
Сроки выработки реакции (дни)	2-4	5-6	8-10	12-25

Таблица 13.

Этапы и скорость выработки реакции избегания незнакомых людей у лояльных собак (n=67).

	Реакция тревоги	Первые признаки избегания	Избегание
Лошадь (n=11)	2-3	3-5	10-15
Осел (n=16)	2-3	3-6	10-18
Коза (n=24)	1-2	3-4	8-12
Овца (n=16)	3-5	6-8	12-20
Сроки (в днях) выработки реакции			

Таблица 14.

Домашние животные.

Результат реинтродукции волков на освоенной территории

Первая группа. Группа состояла из 2 самцов, взятых в свое время из логова. Реинтродукцию осуществляли на отрезке Мцхетского района Триалетского хребта, в окрестностях горы Сатовле. К этому времени площадь освоенной волками территории составляла 150 км².

Ниже приводим материал, который касается только первого года реинтродукции. Поскольку со второго года ситуация несколько изменилась: после реинтродукции второй группы на ту же территорию, обе группы сначала объединились, а затем разделились, перераспределив территорию. В первую группу перешло четыре индивида. Далее первую группу обозначим "1+ группа".

В течение первого года ежемесячно, методом анализа экскрементов (50 анализов в месяц) определяли виды животных, которыми питались волки. Анализы показали, что рацион волков состоял исключительно из диких видов. Результаты этих исследований приведены в таблице 15.

Месяцы	Олень	Косуля	Кабан	Грызуны	Заяц	Собака	Скот
I	0	2	3	всегда	5	0	0
II	0	3	4	всегда	2	1	0
III	0	1	4	всегда	6	0	0
IV	0	2	3	всегда	4	2	0
V	0	2	2	всегда	7	2	0
VI	0	4	3	всегда	5	0	0
VII	0	1	4	всегда	8	1	0
VIII	0	3	2	всегда	5	2	0
IX	0	3	4	всегда	5	1	0
X	0	3	5	всегда	6	2	0
XI	0	3	4	всегда	8	1	0
XII	0	3	3	всегда	6	2	0

Таблица 15.

Виды животных, ежемесячно входивших в состав рациона волков.

Из таблицы видно, что в течение месяца волки питались только дикими видами животных. Естественно, что приведенные в таблице цифры не абсолютны, однако они полностью отражают спектр видов жертв.

Особо следует подчеркнуть тот факт, что эти волки создали традицию применения определенного приема охоты, который выражался в том, что жертву выгоняли к узкому ущелью, заканчивающемуся тупиком. Это место было шириной не более 2 метров, высота стены составляла около 2,5 метров. Опишем визуально зарегистрированный случай применения этого приема. Волки погнали косулю по направлению к ущелью. На расстоянии примерно 500 метров от входа в него один волк срезал жертве путь и погнал ее в ущелье. Достигнув тупика, косуля остановилась и попыталась вернуться назад, но волки перегородили ей дорогу, атаковали и убили ее. В этом же месте мы еще раз наблюдали охоту волков. И на этот раз события разворачивались по тому же "сценарию". Тропление на данном отрезке показало, что волки часто использовали подобный прием – за последние 6 месяцев первого года мы зарегистрировали его 17 раз. Расстояние, с которого волки выгоняли жертву, колебалось от 300 до 1100 метров. Изучение останков жертв на этом месте показало, что во всех случаях это были или косули, или кабаны. В главе 1.4 мы уже обсудили способность волка к прогнозированию результата своего воздействия на внешний раздражитель и, исходя из этого, механизм формирования традиции приема охоты.

Для проверки прочности реакции избегания мы с различными интервалами пытались спровоцировать нападение волков на человека и домашних животных (30 попыток). Все эти попытки были безуспешными.

* * *

Надо отметить, что из 12 членов второй группы в первую перешли четыре низкоранговых особи (3> и 1+). Соотношение полов в новообразованных группах было следующим: **I+ группа** – 5 > и 1 +; **II группа** – 5> и 3+. После их объединения с животными первой группы изменила статус только самка, которая, образовав пару с ?-самцом, приобрела статус доминанта. Необходимо подчеркнуть, что до разделения объединенной (**I** и **II**) группы репродуктивный

цикл начался только у доминантной самки. Интересно, что после разделения группы у перешедшей в I группу низкоранговой самки, которая в новой группе стала доминантной, через неделю начался репродуктивный цикл.

После разделения между группами I+ и II началась сильная конкуренция за территорию конкуренция, которая за две недели постепенно ослабла, и к концу второй недели перераспределение индивидуальных территорий закончилось. Следует подчеркнуть, что между индивидуальными территориями групп образовалась так называемая "буферная" (нейтральная) зона, на которую, как правило, никто не выходил. Далее будет описано, как развивались события отдельно в каждой группе.

I+ группа. После присоединения новых членов и перераспределения территории, владения этой группы составили приблизительно 60 км² (рис. 16). В ее рационе за означенный период не было никаких изменений. В конце второй недели беременности самка с самцом отделились от общей группы и начали жить отдельно, но на той же территории. Уже за неделю до родов пара выбрала три пригодных для логова места. Точную дату родов установить не удалось, так как нас в это время с волками не было. Волчата родились в интервале от 15 до 29 апреля. Как оказалось впоследствии, после рождения щенков группа снова воссоединилась, и ее члены стали охотиться вместе. В рационе волков изменений не произошло. К моменту рождения волчат на их территории не было ни одной одичавшей собаки – одних убили волки, другие сами ее покинули.



Рисунок 16.

Персональные участки групп, после реинтродукции.

I+ - IV – группы волков.

Мы не будем касаться процесса роста и развития волчат, так как он протекал так же, как было описано в главе 2.1. Рассмотрим только процесс формирования у них реакции избегания человека и домашних животных. Наблюдения за детенышами мы стали вести после достижения ими 3-месячного возраста. Оказалось, что в стае прибавилось пять волчат. Отметим, что при первом нашем приближении к ним самка издала ранее описанный нами фыркающий лай тревоги, однако сама осталась на месте. В ответ на этот звук у волчат мгновенно появилась ярко выраженная реакция избегания. После этого случая, при любых наших попытках контакта с волчатами они активно избегали нас и внимательно наблюдали за нами с расстояния 20-30 метров. На незнакомых для родителей людей волчата реагировали по-другому. 42 раза мы пытались спровоцировать встречу детенышей

с незнакомыми людьми. При первой же попытке реакция реинтродуцированных нами животных была такой же, как до реинтродукции, т.е. фыркающий лай тревоги и убегание. Поведение взрослых повторили волчата. Во всех последующих случаях детеныши самостоятельно избегали незнакомых людей. Дистанция избегания во всех случаях была достаточной. Логически схоже развивались события при встрече с домашними животными (корова, овца, коза, осел и др. – 35 случаев). И здесь, как и в случае формирования реакции избегания человека, решающее значение имело подражание реакции родителей.

По достижении волчатами возраста 3 месяцев проводили анализ их экскрементов (**n-57, n-40, n-40**) для установления видов животных, которыми они питались. Интервал между анализами составлял 3 месяца. В последней серии анализов 27 экскрементов из 40 принадлежали волчатам и были взяты непосредственно после дефекации. Анализ показал, то все они питались только дикими животными.

В период с 3 по 10 мая 1977 года у реинтродуцированных нами животных появилось второе потомство. После их рождения группа снова воссоединилась, и старшие сибсы активно участвовали в выращивании волчат. Количество новорожденных детенышей удалось установить только после достижения ими возраста одного месяца. Оказалось, что в группе прибавилось 4 волчонка. Когда им исполнилось 3 месяца, мы снова провели анализ экскрементов со стандартным интервалом (**n-73, n-85, n-70**). Анализ показал, что все члены группы продолжали питаться только дикими животными. По остаткам пищи определили интервал между удачными охотами взрослых. Он составил 3-4 дня. В этом интервале все волки интенсивно охотились на грызунов.

В этот же период проверили прочность реакции избегания у волков относительно человека и возможность формирования этой реакции у новой генерации. Проведенные 60 экспериментов показали, что у всех реинтродуцированных нами животных реакция избегания сохранилась без всяких изменений. У старших сибсов реакция избегания относительно нас и незнакомых людей была четко дифференцирована. Нас они подпускали на расстояние 10-25 метров, а незнакомых людей – не менее, чем на недостижимое для выстрела расстояние. У прибылых указанная реакция вырабатывалась за счет одноразового обучения, т.е. так же, как в свое время у их старших сибсов. И в этом случае хорошо была выражена дифференциация интенсивности реакции избегания относительно нас и незнакомых людей.

В возрасте 7-8 месяцев погибли два щенка. Судя по внешним симптомам, причиной гибели была т.н. "собачья чума".

Следует отметить, что, когда молодым животным исполнилось 8 месяцев, в группе возникли сильные агрессивные взаимодействия, в которых не принимали участия молодые особи. В результате возникшего конфликта из группы "выдворили" троих низкоранговых индивидов, из которых один – старший сибс (возраст 1 год 8 месяцев) и два – реинтродуцированные нами волка. В течение одного месяца не удавалось установить местонахождение этих волков, но затем их обнаружили между территориями **I+** и **II групп**, в т.н. "буферной зоне". Надо отметить, что они часто пытались вернуться в свою группу, но оставшиеся в ней волки, включая

молодых, встречали их сильной агрессивной реакцией. Изгнанные индивиды пытались также проникнуть на территорию соседней стаи, что также закончилось конфликтом. Именно во время конфликта с соседней стаей погибли два индивида, судьба третьего осталась неизвестной.

II группа. После перехода четырех индивидов в первую группу и перераспределения территории данная группа заняла площадь в 65 км². За этот период изменений в рационе группы не было. На третьей неделе беременности самка, а вместе с ней и самец отделились от стаи, но остались на той же территории. За неделю до родов мы обнаружили только одно логово. Установить точную дату родов волчицы не удалось из-за нашего отсутствия в этот период. Волчата родились в интервале между 15 апреля и 2 мая 1976 года. К этому периоду изменений в рационе волков не было. К моменту рождения волчат на территории стаи не было уже ни одной одичавшей собаки. Так же, как и в случае I группы, часть собак была убита волками, другая часть покинула данную территорию.

Наблюдения за волчатами начали по достижении ими 3-месячного возраста. Оказалось, что к стае прибавилось 6 волчат. Трое погибли в возрасте 4 месяцев в результате заболевания "собачьей чумой". При первой попытке установления контакта с волчатами события развивались так же, как и в группе I+. В частности, самка издала описанный нами ранее лай тревоги, но сама осталась на месте. В ответ на этот лай у щенков появилась ярко выраженная реакция избегания. После этого случая, при каждой попытке контакта щенки активно избегали нас и наблюдали за нами с расстояния 15-30 метров. По-другому развивалась реакция волчат относительно незнакомых для родителей людей. Мы попытались спровоцировать встречу незнакомых людей со щенятами 38 раз. При первой же попытке у реинтродуцированных животных была реакция такой же интенсивности, как и перед реинтродукцией, т.е. фыркающий лай тревоги и убежание. Во всех последующих случаях волчата самостоятельно избегали людей. Дистанция избегания каждый раз была достаточной. Аналогично развивались события и при предъявлении домашних животных (30 случаев). И здесь, как и при формировании реакции избегания относительно человека, решающее значение имела реакция родителей.

Анализ экскрементов, проведенный со стандартным интервалом (**n-67, n-83, n-53**) показал, что все волки питались только дикими видами.

В период между 3 и 13 мая 1978 года у реинтродуцированных нами животных появилась вторая генерация. После рождения второй генерации группа заново воссоединилась³, и старшие сибсы стали активно участвовать в воспитании детенышей. Определить число новорожденных удалось только после того, как им исполнился 1 месяц. Оказалось, что родились 4 волчонка. Когда им исполнилось 3 месяца, провели повторный анализ экскрементов со стандартным интервалом (**n-88, n-78, n-73**). Анализ показал, что все члены группы питались только дикими животными.

В этот же период у волков проверили прочность реакции избегания человека и возможность ее формирования у нового поколения. Было проведено 35 экспериментов, которые показали, что у всех реинтродуцированных нами животных реакция избегания незнакомых людей была такой же, как и в момент реинтродукции. Родившиеся же уже на воле, избегали нас на расстоянии 10-25 метров, а незнакомых людей – на достаточно безопасное расстояние. У новой генерации эта реакция сформировалась в результате одноразового опосредованного обучения, т.е. так же, как и у их сибсов.

Когда волчатам исполнилось 8 месяцев, в группе между старшими волками стали развиваться сильные агрессивные взаимодействия, в которых молодые не принимали участия. В результате возникшего конфликта из группы изгнали четырех реинтродуцированных нами низкоранговых индивидов. Последние поселились на смежной свободной территории, площадь которой через месяц составила примерно 40 км². Следует отметить, что покинувшие группу индивиды в течение 2 недель пытались вернуться на прежнюю территорию, но каждый раз наталкивались на сильное агрессивное сопротивление. В процессе мечения "изгнанниками" границ новой, освоенной территории, сформировалась "буферная зона" вблизи с границами I и II групп.

III группа. Реинтродукция осуществлена 10 января 1978 года вблизи деревни Зирта. Спустя месяц территория группы составила приблизительно 70 км². Следует отметить, что в течение первой недели восточная граница территории этой группы непосредственно соприкасалась с границей **II группы**, из-за чего между членами двух групп постоянно отмечали сильные агрессивные взаимодействия. К концу первого месяца реинтродукции расстояние между границами групп составило от 1,5 до 3 км. С возникновением нейтральной зоны агрессивные взаимоотношения прекратились. В течение первого месяца в рационе группы изменений не было. В конце второй недели беременности доминантная самка и доминантный самец отделились от остальной группы и начали жить отдельно, оставаясь, однако, на той же территории. Уже за 2 недели до родов волки выбрали два пригодных для логова места.

Волчата родились между 27 и 28 апреля 1978 года. Через 5 дней после их рождения группа снова воссоединилась, и ее члены стали охотиться вместе. После рождения первой генерации рацион волков остался без изменений. Так же как и в описанных выше случаях, к моменту рождения волчат на территории стаи уже не было ни одной одичавшей собаки – часть уничтожили волки, часть ушла за пределы данной территории.

Наблюдать за волчатами мы начали по достижении ими 3-месячного возраста. Оказалось, что в стае прибавилось 6 волчат. Следует отметить, что при первой попытке контакта с детенышами, как и в случае с предыдущими группами, волчица издала фыркающий лай тревоги, но осталась на месте. В ответ на эти звуки у волчат появилась ярко выраженная реакция избегания. После этого случая щенки активно избегали нас и интенсивно наблюдали за нами с расстояния около 20-30 метров.

Иначе развивалась реакция волчат на незнакомых для родителей людей. 42 раза мы пытались спровоцировать встречу щенят с незнакомыми людьми. При первой же попытке у реинтродуцированных нами животных проявлялась такая же реакция, как и перед реинтродукцией, т.е. фыркающий лай тревоги и убежание. Поведение родителей вслед за ними повторили и детеныши. Во всех последующих случаях волчата самостоятельно избегали незнакомых людей. Дистанция избегания всегда была достаточной. Логически схоже развивались события и при предъявлении волкам домашних животных (35 случаев). И здесь, как и при формировании реакции избегания человека у волчат решающее значение имела реакция родителей и подражание ей..

После достижения волчатами 3-месячного возраста был проведен анализ экскрементов со стандартным интервалом (**n-69, n-68, n-50**). Анализ показал, что они питались только дикими животными.

В период с 3 по 10 мая 1979 года у реинтродуцированных нами животных этой группы также появилась вторая генерация. После родов группа воссоединилась, и старшие сибсы принимали активное участие в воспитании волчат. Количество новорожденных удалось установить только спустя месяц после их рождения. Оказалось, что родилось четверо волчат. После достижения ими 3-месячного возраста были проведены анализы экскрементов со стандартным интервалом (**n-43, n-70, n-57**). Анализ показал, что все волки, как и прежде, питались дикими животными.

В этот же период проверили прочность реакции избегания и возможность ее формирования у нового поколения. Было проведено 60 экспериментов, которые показали, что у всех реинтродуцированных животных реакция избегания сохранилась без изменений. У старших сибсов реакции на нас и на незнакомых людей были четко дифференцированы, как и во всех вышеуказанных случаях. Они избегали нас, начиная с расстояния 10-25 метров, незнакомых людей – с более безопасного расстояния. У нового поколения эта реакция выработалась в результате опосредованного обучения – в данном случае, в основном, на основе подражания реакциям старших сибсов. И в этом случае хорошо выражалась дифференциация реакции избегания нас и незнакомых людей.

В период между 7 и 8 месяцем погибли два щенка. Судя по внешним симптомам, причиной смерти, опять таки, была т.н. "собачья чума".

Следует отметить, что, когда молодым волкам исполнилось 8 месяцев, в группе (как и в вышеописанных случаях) возникли ярко выраженные агрессивные взаимодействия, в которых не участвовали молодые особи. В результате конфликта из группы были изгнаны 3 особи, из которых один – старший сибс в возрасте около 20 месяцев, и два – реинтродуцированных нами индивида. Через некоторое время изгнанных волков обнаружили в т.н. "буферных зонах", находящихся между территориями II и III групп. За 1,5 месяца нахождения здесь эти животные систематически пытались вернуться в прежнюю группу, но ее члены, включая молодых, встречали их сильной агрессией. Кроме того, они пытались вторгнуться и на территорию соседней группы, что также завершалось конфликтом. В конце концов "изгнанники" заняли свободную территорию северо-

восточнее III группы. В течение 3 недель между территориями образовалась нейтральная зона шириной около 1-2,5 км.

IV группа. Реинтродукция осуществлена 25 января 1979 года вблизи урочища Нахширгора. Через месяц после реинтродукции, территория группы составляла приблизительно 65 км². Северная граница территории этой группы непосредственно примыкала к границам групп I+ и II, вследствие чего между членами IV, I+ и II групп развивались сильные агрессивные взаимодействия. К концу первого месяца реинтродукции расстояние между границами этих двух групп составило от 1-го до 3-х км. С возникновением нейтральной зоны агрессивные взаимодействия прекратились. В течение первого месяца рацион группы оставался без изменений. В конце второй недели беременности доминантный самец и доминантная самка отделились от остальной группы и начали жить отдельно, но на той же территории. Уже за 2 недели до родов волки выбрали два места, пригодных для логова.

Точную дату рождения волчат установить не удалось из-за нашего отсутствия в этот период. По-видимому, волчата родились между 25 апреля и 5 мая 1979 года. После их рождения группа заново воссоединилась. Рацион волков не изменился. К моменту рождения волчат на территории стаи, как и во всех остальных случаях, не было ни одной одичавшей собаки.

Наблюдать за волчатами начали по достижении ими 3-месячного возраста. Оказалось, что в группе прибавилось 6 волчат. Следует отметить, что при первой попытке контакта с детенышами события развивались так же, как в вышеописанных случаях. Затем щенки активно избегали нас на дистанцию около 10-20 метров.

Как и в остальных случаях, заметна была четкая дифференциация между реакциями на нас и на незнакомых **родителям** людей. 30 раз мы пытались спровоцировать встречу щенят с незнакомыми людьми. При первой же попытке у реинтродуцированных нами животных проявлялась такая же реакция, как и перед реинтродукцией. Поведение родителей вслед за ними повторили и детеныши. Во всех последующих случаях волчата самостоятельно избегали незнакомых людей. Дистанция избегания всегда была достаточной. Логически схоже развивались события и при предъявлении волкам домашних животных (47 случаев). И здесь, как и при формировании реакции избегания человека у волчат решающее значение имела реакция родителей и старших сибсов.

После достижения волчатами 3-месячного возраста был проведен стандартный анализ экскрементов (**n-35, n-62, n-54**). Анализ показал, что в их рацион не входили домашние животные.

Через год, в период с 15 по 25 апреля 1980 года у реинтродуцированных нами животных IV группы появилось второе поколение. Старшие сибсы активно включились в воспитание детенышей. Количество новорожденных удалось установить только спустя 1,5 месяца. Оказалось, что родилось 5 волчат. После того, как им исполнилось 3 месяца, провели серию стандартных анализов

экскрементов (n-65, n-82, n-40), который показал, что и все эти волки также питались только дикими животными.

В этот же период, как и всегда, проверили прочность реакции избегания человека и возможность ее формирования у нового поколения. Было проведено 30 экспериментов, которые показали, что у всех реинтродуцированных животных реакция избегания сохранилась без изменений. У старших сибсов реакция на нас и на незнакомых людей были четко дифференцированы, как и во всех вышеуказанных случаях. Они избегали нас на расстоянии 10-25 метров, незнакомых людей – на достаточное расстояние. У нового поколения эта реакция выработалась по такому же принципу, что и во всех предыдущих случаях – в результате одноразового опосредованного обучения.

Как видно из представленного материала, скорость выработки реакции избегания, ее дифференцированность и прочность во всех группах были одинаковыми.

В связи с тем, что во всех реинтродуцированных нами группах явления развивались одинаково, можно даже сказать, стереотипно, на данном этапе наблюдений мы сочли работу завершенной.

Надо отметить, что кратковременные наблюдения за отделившимися группами и их потомством (около 50 часов на каждую группу) показали, что у всех животных, включая потомство, полностью сохранена реакция избегания людей и домашних животных. Анализ экскрементов, проведенный два раза в течение года (всего 115 анализов), показал отсутствие домашних животных в рационе волков.

Проводимые ежегодно опросы (по 1987 год включительно) местного населения и пастухов не выявили фактов хищничества волка в отношении домашних животных. Отмечены были три случая хищничества медведя. Ни одного случая возврата ошейников реинтродуцированных нами волков не было.

Полученный материал однозначно указывает на то, что все 22 реинтродуцированных нами волка в течение всего периода наблюдений активно избегали незнакомых людей и не нападали на домашних животных. Более того – они целенаправленно обучали свое потомство тем навыкам, которым в свое время мы обучили их. Необходимо подчеркнуть и то, что старшие сибсы так же целенаправленно обучают младших тем навыкам, которым они сами обучились у родителей. Таким образом, все 35 волков выживших из 40 прибылых, активно избегали незнакомых людей и не нападали на домашних животных.

Надо специально отметить, что одним из решающих условий успеха реинтродукции волков было участие представителей местного населения в этом процессе, что полностью сняло проблему их антагонизма к реинтродуцируемому виду. Это произошло потому, что реакцию избегания людей и домашних животных мы вырабатывали при их непосредственном участии в результате чего люди убеждались в том, что волк может стать неопасным для них самих и их собственности.

Для успешной охоты, помимо формирования ее элементов в процессе постнатального онтогенеза, животным необходимо детальное знание территории,

т.е. формирование т.н. "мысленной карты", которая обеспечивает свободное ориентирование на ней – животному необходимо знать, как и где обнаружить добычу, затаиться или просто перемещаться в нужном направлении. Разработанный нами метод дает возможность решить и эту задачу.

С учетом полученного нами материала и специфики высшей нервной деятельности, этот метод может быть применен к любому виду крупных наземных млекопитающих. Таким образом, становится возможным решение проблемы восстановления исчезающих или исчезнувших в природе видов путем реинтродукции в естественную среду обитания выращенных в неволе индивидов.

Глава 3.2

Реакция диких копытных на хищных: – инстинкт или традиция?

Знание поведенческих взаимоотношений хищника – жертвы приобретает особое значение тогда, когда происходит восстановление находящихся на грани исчезновения или исчезнувших в природе видов, независимо от того, хищник это или копытное.

Когда речь идет о защитной реакции копытного по отношению к хищнику, подразумевается тот поведенческий комплекс, который выражается в убегании, вокализации и в поведении, непосредственно связанном с охраной себя или потомства.

Вальтер (Walter, 1970) показал, что "дистанция бегства" газели Томпсона – *Gasella tomsoni* (подразумевается то минимальное расстояние между хищником и потенциальной жертвой, при сокращении которого она убегает от хищника) зависит от пола, возраста и ранга индивида. Интересно, что у взрослых самцов эта дистанция намного меньше, чем у самок. У самок же – приблизительно такая же, как у молодых самцов. У самцов, имеющих пары, дистанция бегства меньше, чем у самцов, не имеющих таковых, а у последних, в свою очередь, меньше, чем у не территориальных самцов, у которых дистанция убегания больше, чем у самок. Автор считает, что внутривидовая дифференциация дистанции бегства является, в первую очередь, средством поддержания социальной структуры популяции и только потом – адаптацией, позволяющей избежать нападения хищника.

Представленная здесь интерпретация автора интересна сама по себе и полностью приемлема. Но мы хотим обсудить те стороны проблемы, которых автор не коснулся.

Исходя из цитированного материала, можно сделать еще один вывод: меньшая "дистанция бегства" доминантных индивидов обуславливает еще и большую вероятность гибели их (производителей) от хищника. Это, в свою очередь, обеспечивает смену доминантов и способствует сохранению их оптимального возраста (производителей), как это уже было показано раньше (Бадридзе и соавт., 1992).

Дистанция бегства, как одна из пороговых форм защитного поведения, в свое время была описана Баскиным (1976). В его работе описана дистанция бегства

некоторых видов копытных от человека. Как выясняется, она различна у разных видов. Из приведенной работы можно сделать вывод – дистанция бегства зависит от потенциальной скорости передвижения (или бега) вида и характерного для него психологического типа.

Особого внимания заслуживает работа Шаллера (Schaller, 1972), в которой автор показал, что дистанция бегства зебры от хищника зависит от вида самого хищника. Так, например, эта дистанция при убегании от пятнистой гиены равна 9 м., от гиеновой собаки – 18 м., льва – 45 м., а если в стаде находятся жеребята, то и 90 м. Следовательно, дистанция бегства от хищника прямо пропорциональна потенциальной скорости последнего; в то же время учитываются скоростные возможности находящихся в стаде жеребят. Несмотря на то, что приведенными трудами ограничиваются данные по рассматриваемой теме, они полностью отражают сущность указанного поведенческого феномена. Однако они, к сожалению, не отвечают на поставленный нами вопрос: является ли защитная реакция копытных инстинктом на хищника или приобретенной формой поведения, ставшей традицией? Поэтому нашей целью было изучение защитного поведения (поведенческого иммунитета) копытных по отношению к хищнику, природы данного поведения и механизма его формирования. Изучение этого вопроса поможет определить оптимальный темп реинтродукции хищника.

Материал и методика

Наблюдения и эксперименты проводили в природных условиях на 860 кавказских благородных оленях (*Cervus elaphus marsal*) с оленятами и на 300 дагестанских турах (*Capra cylindricornis*) с козлятами.

Изучали реакцию диких копытных на человека и на хищных. Для изучения защитной реакции на человека наблюдения и эксперименты проводили на территории Грузии, в регионах, подвергшихся наибольшему прессу браконьерства (Триалетский хребет – Мцхетский, Горийский, Тетрицкарый районы, Боржомский заповедник, Кахетинская часть Большого Кавказа, включая Лагодехский заповедник). Кроме этого, специальные наблюдения проводили в Лагодехском заповеднике в период интенсивного браконьерства (1992-1994 годы).

Для определения уровня браконьерства систематически считали услышанные выстрелы и определяли направление, откуда они доносились. Одним фактом браконьерства считали случай, когда выстрелы раздавались из одного и того же места, независимо от их количества. Для каждых 7 дней вычисляли коэффициент уровня браконьерства $k=n/7$, где n – число ежедневных случаев браконьерства. Исходя из полученного коэффициента, устанавливали влияние уровня браконьерства на дистанцию бегства копытных.

Изучение реакции диких копытных на человека велось двумя методами: I – приближались открыто; II – приближались скрытно на возможно минимальную дистанцию, после чего появлялись перед животными.

В обоих случаях описывали поведенческую реакцию копытных и их детенышей, вокализацию и дистанцию бегства.

При изучении реакции копытных на хищников наблюдения и эксперименты проводили по отдельности, в регионах, где на протяжении нескольких лет не было волков (территории Мцхетского и Горийского районов на отрезке Тriaлетского хребта), а также в регионах, где волки обитали постоянно (Боржомский и Лагодехский районы).

В Тriaлети наблюдения вели за дистанцией бегства копытных от реинтродуцированных нами волков. В других же районах – подкрадываясь на 200-300 метров к группе копытных, выпускали выращенного в неволе волка с намордником (из 53 экспериментов в 20 случаях волк не умел охотиться) и наблюдали за их реакциями.

Полученные результаты и их обсуждение

Прежде чем изложить материалы, полученные в результате наблюдения за животными, целесообразно привести таблицу коэффициентов, отражающих уровень браконьерства в изученных нами регионах (таблица 16).

	Мцхетский район	$k=0,428$
Тriaлетский хребет	Горийский район	$k=0,428$
	Тетри Цкаронийский район	$k=0,428$
	За исключением Лагодехского заповедника	$k=0,571$
Кахетинский Кавказ	Лагодехский заповедник, до 1992 года	$k=0,017$
	Лагодехский заповедник, 1993-1994 годы	$k=1,285$
Боржомское ущелье	Боржомский заповедник	$k=0,714$

Таблица 16.

Коэффициент уровня браконьерства в различных регионах Грузии.

Изучение дистанции бегства от нас диких копытных показало, что ее показатель находится в прямой зависимости от коэффициента (k) уровня браконьерства. Так, например, дистанция бегства от нас была минимальной в тех районах, где $k=0,017$ (кавказский олень – 30-50м), а там, где коэффициент браконьерства был максимальным ($k=1,285$) соответственно увеличивалась и дистанция бегства (кавказский олень – 300-500). Детально эти данные приведены в таблице 17.

Виды	k	Дистанция бегства (м.)
Олень*	0,017	30-50
“-----”	0,428	80-120
“-----”	0,571	120-150
“-----”	0,714	150-200
“-----”*	1,285	300-500
Дагестанский тур*	0,017	150-200
“-----”*	1,285	300-500

Таблица 17.

*Влияние уровня браконьерства на дистанцию бегства копытных от человека. * – одни и те же популяции.*

Данные об изменении уровня браконьерства в одном и том же регионе получены нами только в Лагодехском заповеднике. Однако и их достаточно, чтобы было очевидным влияние этого фактора на дистанцию бегства представителей одной и той же популяции (рис. 17). Полученный материал однозначно указывает на то, что дистанция бегства не является врожденной. Она может изменяться пропорционально изменению пресса браконьерства на копытных. Исходя из этого, об уровне браконьерства можно судить по дистанции бегства копытных от человека. По нашему мнению, это имеет большое практическое значение для оперативного выявления ситуации в том или ином районе.

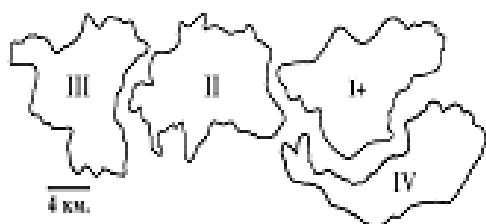


Рисунок 17.

Зависимость дистанции бегства Кавказского благородного оленя от уровня браконьерства.

*X – коэффициент браконьерства; Y – средняя дистанция бегства. * – одни и те же популяции.*

Следует отметить тот факт, что дистанция бегства существующих в группе молодых индивидов и взрослых животных одинакова. Мы подчеркиваем, существующих в группе, т.к. дистанция бегства молодых может измениться после того, как они выйдут из-под опеки родителей и начнут самостоятельную жизнь.

Полученный нами материал говорит и о том, что дистанция бегства взрослых индивидов меняется в зависимости от индивидуального (или группового) опыта. Потомству же опыт передается путем опосредованного обучения. Исходя из этого, следует подчеркнуть, что дистанция бегства индивида не является врожденной и передается следующему поколению за счет врожденной способности к подражанию. Последнее же – один из значительных механизмов обучения.

Эксперименты, проведенные при подкрадывании к диким копытным на возможно минимальную дистанцию, показали, что самки оленей и туров с детенышами при внезапном появлении человека на близком расстоянии издают специфические звуки (олени – резкий лающий звук, туры – свист). Вслед за этим убегают взрослые особи; детеныши же, как правило, убегают сразу при звуке тревоги. В некоторых случаях (n=27) детеныши убегали только вместе с родителями. При повторном подкрадывании к этим индивидам детеныши убегали не вместе с родителями, а на фоне звуков тревоги, издаваемых родителями. Описанные факты указывают на то, что реакция убегания детенышей формируется за счет одноразового обучения. Для этой формы обучения решающее значение имеет врожденная реакция на издаваемый родителем звук тревоги и сопряженная с этим звуком поведенческая реакция того же родителя. Следует подчеркнуть и то, что этот звук является для детеныша безусловным раздражителем. Именно сопряжение этого раздражителя с появлением человека обуславливает формирование защитного поведения детенышей за счет одноразового обучения. При сопоставлении материала, полученного нами на волках и копытных, стало очевидным, что и у хищных, и у копытных в процессе постнатального онтогенеза описанная поведенческая реакция должна формироваться по одному и тому же принципу. Можно предположить, что поведенческая реакция родителей формирует традицию конкретной формы защитного поведения потомства и ее передачу от поколения к поколению путем опосредованного обучения.

На основе вышесказанного можно сделать вывод, что ситуационное выражение и интенсивность защитной формы в зависимости от поведения не является врожденной и поэтому может меняться в зависимости от состояния окружающей среды. Этим обеспечивается формирование оптимальной формы поведения и ее интенсивности, и тем самым адаптация к условиям окружающей среды.

Наблюдения за охотой подготовленных нами волков показали, что с момента реинтродукции в течение 6 месяцев дистанция бегства от них диких копытных возросла приблизительно в 6 раз. Изменение дистанции бегства показано на графике 18.

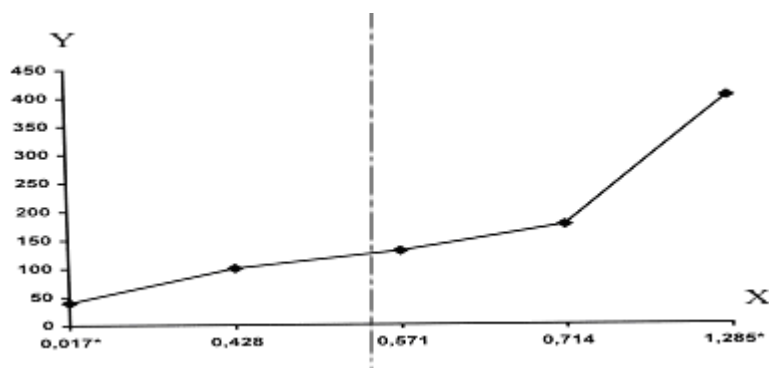


Рисунок 18.

*Изменение дистанции бегства косуль от реинтродуцированных волков.
X – месяцы со дня реинтродукции; Y – дистанция бегства в метрах.*

Рисунок 19.

*Изменение процента успешной охоты реинтродуцированных волков.
X – месяцы со дня реинтродукции; Y – процент успешной охоты.*

Как видно из приведенного материала, между дистанцией бегства от хищника и успешностью охоты последнего существует отрицательная корреляция (рис. 19).

Для формирования такой корреляции, по-видимому, большое значение имеет опыт, приобретенный "спасшейся" жертвой. Этот опыт использует не только она сама, но и передает его другим (включая потомство) путем опосредованного обучения. Интересно и то, что дистанция бегства копытных увеличивается и в том случае, когда индивиды наблюдают смерть своих собратьев. Поэтому обучение возможно не только за счет собственного опыта или при наблюдении за завершённой поведенческой реакцией других особей, но и тогда, когда другой индивид успевает осуществить лишь небольшой фрагмент защитного поведения и оно кончается неудачей. Исходя из этого, одноразовое сочетание внешних признаков врага (хищник, человек) и защитного поведения или его фрагмента у собрата достаточно для формирования адекватной защитной реакции животного – "наблюдателя".

Сразу же после восстановления у копытных защитной реакции по отношению к волку в вышеуказанных регионах провели эксперименты с целью изучения их реакции на хищников, не имеющих опыта охоты. Эксперименты показали, что во всех 20 случаях у копытных развивалась такая же четко выраженная защитная реакция, как и на особей, имеющих опыт охоты. Это еще раз указывает на решающее значение видовых признаков хищника для формирования у копытных оборонительной реакции.

Эксперименты, проведенные в регионах постоянного обитания волка, показали, что реакция диких копытных на волков четко дифференцирована. В частности, на имеющих опыт охоты хищников у копытных имеется ярко выраженная защитная реакция, тогда как они индифферентны по отношению к тем особям, которые не умеют охотиться, т.е. не воспринимают копытных как потенциальную жертву. Такие индивиды могли находиться в непосредственной близости к оленям. Приведенный материал перекликается с работой Мичурина (1970), где он отмечает, что часто видел волков, которые разгуливали среди группы оленей. Расстояние между ними менялось от 30 до 100 метров. В другом случае волк сидел среди большой группы оленей на холме. Приведенный нами материал указывает

на то, что при взаимодействии с хищником копытные приобретают опыт, который позволяет им различать не только его видоспецифичные черты, но и специфику поведения этого вида и, исходя из этого, и его "цель".

Из всего вышесказанного можно сделать следующий вывод: *реакция диких копытных на человека и хищников не является врожденной. Форма этой реакции и ее интенсивность могут изменяться соответственно уровню пресса на копытных. Приобретение опыта (обучение), может происходить **с одного раза**, не только во время непосредственно полученного "урока", но и методом наблюдения за реакцией других индивидов (опосредованное обучение). Для опосредованного обучения достаточно восприятия фрагмента реакции другого индивида, что полностью исключает необходимость приобретения собственного опыта, тем самым, значительно ускоряет процесс обучения и делает его значительно безопасным и, следовательно, имеет большое значение для выживания индивида.*

В случае стабильной ситуации в ареале, опыт, приобретенный индивидом, передается из поколения в поколение путем опосредованного обучения и приобретает форму поведенческой традиции.

Как было показано, дистанция бегства копытных меняется в зависимости от уровня пресса браконьерства. Следовательно, сама дистанция бегства является безошибочным показателем уровня браконьерства. Наличие подобной зависимости позволяет оперативно определить ситуацию, существующую в том или ином регионе, что имеет важной практическое значение для контроля за уровнем браконьерства.

Если интенсивность описанной защитной реакции не является врожденной, то она может угаснуть или ослабнуть в том случае, если в ареале копытного, по разным причинам, больше нет хищника. Наглядным примером этого служит дистанция бегства косули от реинтродуцированных нами волков. Как оказалось, эта поведенческая форма и ее интенсивность восстановимы, но в масштабе популяции для ее восстановления необходимо длительное время. Исходя из этого, в процессе восстановления вида хищника очень важно, какое количество животных реинтродуцируется одновременно. Реинтродукция одновременно большого числа хищных до восстановления защитного поведения копытных может отрицательно сказаться на их популяцию.

Анализ приведенного материала позволяет сделать следующие выводы:

1. форма и интенсивность защитной реакции копытных по отношению к врагу (человеку или хищнику) подвержены сильной модификации в онтогенезе, вследствие чего возможны их изменения во времени в соответствии с существующей ситуацией;
2. в конкретной ситуации форма и интенсивность защитного поведения по отношению к врагу передается опосредованным путем из поколения в поколение;
3. у копытных, в случае отсутствия в их ареале хищников, через одно поколение гаснет оборонительная реакция по отношению к ним;

4. во избежание отрицательного воздействия на численность копытных, реинтродукция (судя по всему, и транслокация) восстанавливаемого вида хищников должна производиться небольшими группами и со значительными интервалами. Естественно, что интервал должен определяться, исходя из поведенческой и репродуктивной специфики копытных ;

5. пресс браконьерства по отношению к копытным можно определять по дистанции их бегства от человека.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из полученного нами материала следует, что в процессе искусственного выкармливания новорожденных хищных млекопитающих, подготавливаемых к реинтродукции в природу, особое значение имеет период, когда животные питаются молоком. Необходимо отметить, что при сосании рожка животные должны иметь возможность полноценной реализации реакции "массажа лапками молочной железы". В противном случае, судя по всему, в определенных областях головного мозга формируются очаги с постоянно высоким уровнем активности, вследствие чего у животных развивается неконтролируемая гиперактивность передних конечностей и эмоциональная неуравновешенность. У подобных животных часто возникают фрустрации, и они постоянно провоцируют конфликты в группе.

Во время искусственного выкармливания надо учесть необходимость обеспечения оптимального темпа поступления молока во время сосания. В том случае, если молоко поступает без приложения значительных сосательных усилий, у животных увеличивается естественный объем желудка, вследствие чего порог сенсорного насыщения повышается. В этих случаях животные насыщаются позже других, что приводит к возрастанию агрессивных взаимодействий на почве пищевой конкуренции. Вместе с тем, у этих животных не формируется поведение запасаения пищи.

Как было показано, поведение запасаения пищи имеет большое значение для поддержания кормовой базы группы. Данный вид поведения приобретает особое значение во время выкармливания приплода, обеспечивая стабильность их кормовой базы. Присутствие в группе особей с не сформировавшимся поведением запасаения не просто подрывает стабильность кормовой базы приплода, но и может привести к значительному повышению агрессивных взаимодействий из-за пищи и, вследствие этого, к неритуализированности агрессивного поведения. Исходя из сказанного, животные с не сформировавшимся поведением запасаения пищи не могут быть отобраны для реинтродукции в природу.

Поведение ухода за детенышами формируется задолго до полового созревания, что дает великолепную возможность отбирать животных для подготовки к реинтродукции в природу с нужными качествами задолго до их половой зрелости.

Чтобы сформировать характерный для вида максимальный уровень рассудочной деятельности, необходимо содержать животных в среде, предельно обогащенной крупными непрозрачными предметами. Животные, выросшие в подобных

условиях, охотятся несравненно успешнее и легче адаптируются к новым условиям обитания после реинтродукции, чем выросшие в обедненной среде. Начиная с ювенильного периода, необходимо время от времени вывозить животных в естественную среду обитания, что в дальнейшем значительно ускоряет освоение ими выбранной для реинтродукции территории.

Хищническое и охотничье поведение в процессе постнатального онтогенеза развивается поэтапно, причем каждый предыдущий этап является основой для последующего. Исходя из этого, подготовка крупных хищных к реинтродукции должна начинаться в раннем ювенильном возрасте. Во время этого процесса следует учитывать, что первая реакция на потенциальную жертву не связана с пищевой мотивацией. Эта связь образуется только после установления хищником факта съедобности жертвы, что происходит за счет непосредственного опыта или опосредованного обучения. Исходя из вышесказанного, в процессе подготовки к реинтродукции выращенных в неволе хищных для их нормального развития необходимо целенаправленное обучение животных тому, что потенциальная жертва является пищей. Только после того, как молодой хищник установит связь между потенциальной жертвой и пищей, можно переходить к его обучению охоте.

Как было показано, этап формирования охотничьего поведения состоит из нескольких подэтапов. При этом полноценное развитие каждого подэтапа возможно только в так называемый "период чувствительности" для данного подэтапа. Из материала видно, что если хищнику в соответственный чувствительный период постнатального онтогенеза не дали возможности обучиться охоте, эта возможность полностью теряется или не развивается полноценно. В обоих случаях реинтродукция таких животных становится невозможной. В процессе подготовки к реинтродукции следует учесть и то, что хищникам, обладающим высокой социальностью, необходимо предоставить возможность групповой охоты. Это требуется для того, чтобы члены группы во время нападения на крупную жертву не только научились взаимосогласованным действиям, что значительно увеличивает успешность охоты, но и для развития навыков самой охоты. Все это формируется только путем накопления опыта методом проб и ошибок.

К моменту реинтродукции животные должны быть хорошо знакомы с предназначенной для реинтродукции территорией, т.е. должны сформировать ее "ментальную карту". Это позволит им свободно ориентироваться на территории, что очень важно как для поиска объекта охоты, так и для выгона жертвы в желаемом для хищника направлении.

К началу освоения территории, предназначенной для реинтродукции, необходимо начать выработку у хищных реакции избегания незнакомого человека и домашних животных. Это даст возможность исключить возникновение разного рода конфликтов между реинтродуцированным животным и местным населением. А если, к тому же, представители местного населения сами участвуют в этом процессе, то полностью меняется их отношение к реинтродуцированному хищнику. Это имеет одно из решающих значений для успешного восстановления вида.

Как видно из полученного нами материала, реакция избегания домашних животных не вырабатывается генерализованно. Ее следует выработать у хищника в отношении каждого вида, независимо от породы. Этот принцип выработки реакции, по нашему мнению, выгоден и тем, что дает возможность выработки реакции избегания и в отношении тех видов диких животных, которые находятся на грани исчезновения. А это даст возможность восстановить вид хищника без его отрицательного воздействия на охраняемый вид.

Было показано, что форма защитного поведения копытных по отношению к врагу (человеку, хищнику) и его интенсивность не являются врожденными (жестко запрограммированными), поэтому возможно их изменение во времени в соответствии с существующей ситуацией. Исходя из этого, в процессе восстановления вида хищника, во избежание отрицательного воздействия на численность жертвы необходимо реинтродуцировать их небольшими группами. Интервалы между реинтродукциями, по нашему мнению, должны соответствовать возрасту полового созревания данного вида, что будет достаточным для восстановления поведенческого иммунитета к хищнику у различных видов "жертвы".

В заключение можно сказать, что, учитывая видовую специфику высшей нервной деятельности, разработанный нами метод можно применить при реинтродукции любого вида крупных хищных млекопитающих. А метод освоения территории и выработки реакции избегания незнакомых людей – и при реинтродукции копытных животных.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. При искусственном выкармливании хищных млекопитающих особое значение для нормального формирования их поведения имеет неонатальный период, который в значительной мере определяет дальнейшее развитие поведения в пределах нормы или патологии.
2. Поведение запасаения пищи обеспечивает максимально возможную стабильность кормовой базы группы и, особенно, прибылого потомства, тем самым повышая как уровень выживаемости последнего, так и уровень их формирования в пределах психологической нормы.
3. При выращивании в неволе животных, которые в дальнейшем должны быть реинтродуцированы, необходимо содержать их в среде, обогащенной крупными непрозрачными предметами, что имеет решающее значение для формирования максимального уровня (специфичного для вида) способности к рассудочной деятельности. В дальнейшем это обеспечит способность к многократному решению элементарных рассудочных задач, часто возникающих при охоте, и, исходя из этого, успешность самой охоты, а в конечном итоге – обеспечит высокий уровень выживаемости реинтродуцированных животных.
4. В процессе постнатального онтогенеза хищническое и охотничье поведение развивается поэтапно. Важно, что каждый предыдущий этап является основой для последующего. Полноценное развитие каждого из них возможно только в так называемый "период чувствительности", свойственный данному этапу. (См. в тексте)

5. Подготовка крупных хищных животных к реинтродукции должна начинаться на раннем этапе постнатального онтогенеза. Следует учитывать, что первая реакция на потенциальную жертву не связана с пищевой мотивацией. Эта связь генерализованно образуется только после установления хищником факта съедобности жертвы.
6. Только после того, как у молодого хищника установится ассоциация между потенциальной жертвой и пищей, возможен переход к обучению хищника охоте.
7. В процессе подготовки к реинтродукции следует учитывать то, что хищникам, обладающим высокой социальностью, необходимо предоставлять возможность групповой охоты. Это нужно не только для того, чтобы члены группы при нападении на крупную жертву научились взаимосогласованным действиям, которые способствуют успеху охоты, но и для развития навыков самой охоты. Все это формируется только путем накопления опыта методом проб и ошибок.
8. К моменту реинтродукции животные должны хорошо знать предназначенную для этого территорию. К началу ее освоения у них должна сформироваться "мысленная карта", обеспечивающая свободную ориентацию на территории.
9. К началу освоения территории, предназначенной для реинтродукции, необходимо начать выработку реакции избегания незнакомого человека и домашних животных. Это дает возможность предупредить конфликты между реинтродуцированными животными и местным населением.
10. Реакция избегания домашних животных и представителей местного населения должна вырабатываться при непосредственном участии последних. Это полностью меняет их отношение к восстанавливаемому виду, что имеет большое значение для успешной реинтродукции любого вида крупных хищных животных.
11. Реакция избегания домашних животных вырабатывается генерализованно. Ее следует выработать у хищника в отношении каждого вида, независимо от породы. Этот принцип выгоден и тем, что делает возможной выработку реакции избегания и в отношении диких животных, стоящих на грани исчезновения. А это даст возможность восстановить вид хищника без его отрицательного воздействия на исчезающие виды животных.
12. Дистанция бегства копытных от врага (человека и хищника) и интенсивность самой реакции избегания подвержены сильным модификациям в ходе онтогенеза, поэтому возможно их изменение во времени соответственно существующей ситуации.
13. В процессе восстановления вида хищных животных необходимо реинтродуцировать их небольшими группами, во избежание их отрицательного воздействия на численность жертвы. Интервалы между реинтродукциями должны быть не менее одного года, что будет достаточным для выработки поведенческого иммунитета к хищнику у видов жертвы.
14. Исходя из специфики высшей нервной деятельности, разработанный нами метод может быть применен к любому виду крупных хищных млекопитающих. Кроме того, метод освоения территории и выработки реакции избегания незнакомых людей применим и при реинтродукции копытных животных.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Как мы убедились, подготовка к реинтродукции в природу выращенных в неволе крупных млекопитающих и хищных, в частности, – проблема сложная и многоплановая.

Тут существует ряд и других проблем. Как справедливо замечает Д. Ялден (Yalden, 1993), необходимо прежде всего аннулировать те факторы, которые вызвали исчезновение (или падение численности) этого вида. Далее автор подчеркивает важность содержания в неволе животных, способных размножаться. Вместе с тем он отмечает, что необходимо наличие "достаточного количества человеческих и финансовых ресурсов, чтобы программу реинтродукции довести до той стадии, когда шанс ее реализации будет довольно высок" (с. 299). К счастью, недостатка в человеческих, в том числе и интеллектуальных ресурсах, нет. Об этом свидетельствует та обширная и успешная работа, которая проводится в Европе и Америке. Другое дело – финансирование работ по охране и восстановлению исчезающих видов животных. Подобное могут позволить себе только экономически развитые страны. Экономически же слабые страны способны решить проблему охраны и восстановления исчезающих видов только с помощью финансовой поддержки Мирового Сообщества.

Еще одна проблема, которая в конечном итоге может предопределить успех или провал любой программы реинтродукции крупных млекопитающих и, в частности, хищных – это отношение местного населения к реинтродуцируемому виду. Опыт показал, что никакая финансовая компенсация за нанесенный хищником урон не меняет отрицательного отношения человека к животному. В результате, сколько бы не было затрачено средств на компенсацию, животные все-таки гибнут от рук человека.

Кроме всего перечисленного, как оказалось, существует еще одна не обсуждавшаяся ранее проблема – это проблема выращивания в неволе поведенческий полноценных животных, у которых наряду с этим максимально развита способность к рассудочной деятельности.

Я надеюсь, что материал, приведенный в предлагаемой читателю книге, создаст основу для решения всех практических проблем, возникающих при содержании и подготовке к реинтродукции выращенных в неволе крупных хищных млекопитающих.

Еще раз хочу особо подчеркнуть значение участия представителей местного населения в процессе выработки у животных реакции избегания незнакомых людей и домашних животных, т.к. только собственный опыт способен убедить людей в том, что хищник может стать неопасным для них самих и их собственности.

Литература

1. Анохин П.К. Рефлекс цели как объект физиологического анализа. "Журнал высшей нервной деятельности". 1962, т.126, вып.1, с.7-21.
2. Бадридзе Я.К. Запасание пищи волками. В сб.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М., "Наука", 1979, с.83-84.
3. Бадридзе Я.К. О возможности функциональной трансформации реакции массажа лапками молочной железы во время сосания, на примере некоторых псовых. "Сообщения АН ГССР", 1982, т.107, №2, с.414-415.
4. Бадридзе Я.К. (а) О физиологическом механизме, запускающем поведение запасаения пищи у собак. В сб.: Механизмы поведения. М., "Наука", 1983а, с.186-189.
5. Бадридзе Я.К. (б) Поведение новорожденных волчат. В сб.: Механизмы поведения. М., "Наука", 1983, с.134-135.
6. Бадридзе Я.К. Онтогенез пищевого поведения. В кн.: Волк. М., "Наука", 1985, с.278-284.
7. Бадридзе Я.К. (а) Онтогенез пищевого поведения волка. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., МГУ, 1987. 139 с.
8. Бадридзе Я.К. (б). Пищевое поведение волка (вопросы онтогенеза). Тбилиси, "Мецниереба". 1987. 86 с.
9. Бадридзе Я.К. Реинтродукция в природу выращенных в неволе крупных хищных млекопитающих. Проблема и метод. Диссертация на соискание степени доктора биологических наук. М., МГУ, 1997. 147 с.
10. Бадридзе Я.К. Волк. I. Некоторые данные о формировании охотничьего поведения диких волков. Тбилиси, "Мецниереба", 1996. 17 с.
11. Бадридзе Я.К., Гуриелидзе З.В., Тодуа С.Г. О некоторых процессах в популяции благородного оленя, протекающих на фоне снижения численности волка. Сообщения АН Грузии. 1992, т.145, #3, с.607-610.
12. Бадридзе Я.К., Копалиани Н.Г., Гуриелидзе З.В., Тодуа С.Г., Бутхузи Л.Т. Волк. II. Формирование хищнического и охотничьего поведения у выросших в неволе волков. Тбилиси, "Мецниереба", 1996. 21 с.
13. Бакурадзе А.Н., Чхенкели С.А. (а). О некоторых механизмах формирования состояния насыщения. В кн.: Механизмы нейро-гуморальной регуляции вегетативных функций. М., "Наука", 1970, с.157-163.
14. Бакурадзе А.Н., Чхенкели С.А. (б). О механизмах нейро-гуморальной регуляции гипоталамуса. В сб.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Выпуск 4, изд-во КГУ, 1970, с.3-10.
15. Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. "Высшая школа", 1963. 394 с.
16. Бараташвили Т.К. Некоторые аспекты поведения волка в Грузии. В сб.: Прикладная этология. М., "Наука", 1983, т.3, с.195-197.
17. Бараташвили Т.К. Грузия и Армения. В кн.: Волк. М., "Наука", 1985, с.497-501.
18. Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М., "Наука", 1976. 293 с.
19. Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси, изд-во АН ГССР, 1968. 137 с.
20. Бериташвили И.С. Структура и функция коры большого мозга. М., "Наука", 1969. 520 с.
21. Вырыпаев В.А. Об охотничьем поведении волка в Тянь-Шане. Зоологический журнал. 1980, т.59, вып.12, с.1874-18880.

22. Гращенков Н.И., Латаш Л.П. Об активном характере ориентировочной реакции. В сб.: Рефлексы головного мозга. Международная конференция, посвященная 100-летию выхода в свет одноименного труда И.М.Сеченова. М., "Наука", 1965, с.263-275.
23. Дииник Н.Я. Кавказский олень. В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры Российской Империи. М., 1904, вып.6.
24. Зворыкин Н.А. Волк и борьба с ним. М.-Л. КОИЗ, 1936. 120 с.
25. Игнатовская Н.Б. Отношение к животным как проблема нравственности. В кн.: Этическая мысль. М., Политиздат, 1988, с.220-237.
26. Козлов В.В. Волк. "Охота и охот. хоз-во". 1964, #9, с. 18-20.
27. Копалиани Н.Г., Бадридзе Я.К. Роль игры в формировании единоборства с жертвой у волков. Тбилиси, Изд-во АН Грузии, "Мецниереба", 1997. 19 с.
28. Корытин С.А. О поведение волчат. В сб.: Поведение охот.животных. Киров, 1981, с. 87-94.
29. Корытин С.А., Бибиков Д.И. Охотничье поведение. В кн.: Волк. М., "Наука", 1985, с.311-324.
30. Корытин С.А., Заболодских Ю.С. Видовые особенности пищевого поведения зверей семейства волчьих (Canidae). В сб.: Поведение охот.животных. Киров, 1981, сс.73-79.
31. Кочетков В.В. Наблюдения за охотничьим поведением волка в Средней России. В сб.: Поведение волка. М., изд-во АН СССР, 1980, с.60-75.
32. Красная Книга ГССР. Тбилиси, изд-во "Сабчота Сакартвело", 1982, 255 с.
33. Крушинский Л.В. Экстраполяционные рефлексы, как элементарная основа рассудочной деятельности у животных. "Доклады АН СССР", 1958, т.121, вып.4, с.762-765.
34. Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., изд-во МГУ, 1960. 264 с.
35. Крушинский Л.В. Есть ли разум у животных?" Природа", 1968, #9, с.75-78.
36. Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционные и физиологический аспекты поведения. М., изд-во МГУ, 1977. 269 с.
37. Крушинский Л.В., Дашевский Б.А., Сотская М.Н., Дудолодова Л.А., Мычко Е.Н., Шубкина А.В., Ермакова Е.В. Исследования элементарной рассудочной деятельности волка (Canis Lupus). Зоологический журнал. 1980, т.59, #6, с.915-924.
38. Крушинский Л.В., Молодкина Л.Н., Попова Н.П., Светухина В.М., Мац В.М. Экспресс-информационные ассоциации как основа некоторых сложных форм поведения животных. В сб.: Сложные формы поведения. М.-Л., "Наука", 1965, с. 58-63.
39. Крушинский Л.В., Мычко Е.Н., Сотская М.Н., Шубкина А.Н. Элементарная рассудочная деятельность и сложные формы поведения. В кн.: Волк. М., "Наука", 1985, с. 284-295.
40. Крушинский Л.В., Пажетнов В.С., Шубкина А.В. Изучение рассудочной деятельности бурых медведей. В сб.: Экология, морфология и охрана медведей в СССР. М., Главприрода МСХ СССР, 1981, с. 12-13.
41. Кудактин А.Н. Волк на Западном Кавказе. "Охота и охот. хоз-во", 1977, #9, с. 18-19.
42. Кудактин А.Н. (а). Пищевая специализация волка. "Охота и охот. хоз-во", 1978, #3, с.9-10.

43. Кудактин А.Н. (б). Об избирательности охоты волка на копытных в кавказском заповеднике. "Бюл. Моск. о-ва испытателей природы". Отд. биол. 1978, т.33, #3, с.19-28.
44. Кудактин А.Н. Охотничьи повадки волка на Западном Кавказе. "Бюл. Моск. о-ва испытателей природы". Отд. биол. 1982, т.87, с.24-30.
45. Красная книга Грузинской ССР. Тбилиси, "Сабчота Сакартвело". 1982. 243с.
46. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., Высшая Школа, 1980. 291 с.
47. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М., "Наука", 1980. 218 с.
48. Мертц П.А. Волк в Воронежской области (Экология хищника, организация борьбы). В кн.: Преобразование фауны позвоночных нашей страны (Биотехнические мероприятия). М., МОИП, 1953, с.117-135.
49. Мичурин А.Н. Влияние волка на популяцию дикого северного оленя на севере средней Сибири. "Труды IX международного конгресса биологов-охотоведов". Москва, 1970, с.515-517.
50. Никольский А.А., Фромвольт К.Х., Бологов В.П. Звуковая реакция волчицы, уводящей щенков от опасности. Бюл. МИОП. Отд. биол. 1986, т.91. Т.1, с.53-55.
51. Овсянников Н.Г., Бадридзе Я.К. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения. Доклады АН СССР, 1989, т.306, №4, с.1015-1018.
52. Павлов М.П. О поведении волка (*Canis lupus L.*) в Вятских лесах. "Поведение охотничьих животных". Сборник научно-технической информации. Выпуск 51-52. Киров, 1976, с.45-50.
53. Павлов М.П. Волк. М., "Лесная промышленность", 1982. 280 с.
54. Пажетнов В.Л. Методика выращивания медвежат сирот для выпуска в дикую природу. Тверь, изд.-во "Алексей Ушаков Со", 1999. 47 с.
55. Поярков А.Д. Некоторые черты поведения волка, выявленные методом тропления. В сб.: "Поведение волка". М., изд. АН СССР, 1980, с.111-122.
56. Прибрам К.Г. Центральные процессы формирования образов, обработки информации и эпизодических "озарений". В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М., "Наука", 1982, с.348-371.
57. Свириденко П.А. Запасание корма животными. Киев, изд. АН СССР, 1957. 155 с.
58. Семенов Б.Т. К биологии среднерусского волка. В сб.: Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих (Материалы Всесоюз. совещ.). М., Наука, 1985, с.107-121.
59. Симонов П.В. Неосознаваемое психическое: подсознание и сверхсознание. В сб.: Кибернетика живого. Человек в разных аспектах. М., "Наука", 1985, с.107-121.
60. Слоним А.Д. Инстинкт. Л., "Наука", 1967. 160 с.
61. Слоним А.Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л., "Наука", 1976. 209 с.
62. Слудский А.А. Взаимоотношения хищников и добычи (на примере антилоп и других животных и их врагов). Труды Ин-та зоологии Каз. СССР. Алма-Ата, т.17, с.212-214.
63. Собанский Г., Супин Л., Марков О. Волк на Алтае. "Охота и охот. хоз-во". 1975, с.12-14.
64. Судаков К.В. Биологические мотивации. М., "Медицина", 1971. 302 с.

65. Уждавини Э.Р. Врожденные пищевые рефлексы у щенков. В сб.: Опыт изучения регуляции физиологических функций. М.-Л., изд-во АН СССР, 1958, том 4, с.101-111.
66. Уждавини Э.Р. Шепелева В.К. Очерки развития врожденного поведения. М.-Л., "Наука", 1966. 119 с.
67. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., Изд. МГУ, 1993.
68. Филимонов А.Н. Поведение казахстанского волка в различных ситуациях. В сб.: Поведение волка. М., изд-во АН СССР, 1980, с.60-75.
69. Формозов А.Н. О реакции волка (*Canis lupus* L.) на человека. Поведение охотничьих животных. Сборник научно-технической информации. Выпуск 51-52. Киров, 1976, с.84-85.
70. Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., "Мир", 1975, 855с.
71. Шеперд Г. Нейро-биология. Т. I. М., "Мир", 1987. 451 с.
72. Шулейкина К.В. Системная организация пищевого поведения. М., "Наука", 1971. 267 с.
73. Alexander, G., Poindron, P., Le Neindre, P., Stevens, D., Levy, F., Bradley, L. Importance of the first hour post-partum for exclusive maternal bonding in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1986. vol. 16, no. 3, pp. 295-300.
74. Allen D.L. "How wolves kill," *Natural History*, Vol. 88, No. 5, May 1979, pp. 46-50.
75. Badridze J. On the method of rehabilitation of rare and endangered animals. *Newsletter (Grupo Lobo)*. VI, 5, 9-10, 1991, pp.2-4.
76. Badridze J. Captive-raised wolves become wild in Georgia. *Re-Introduction News*. 1994, pp.14-15.
77. Badridze J. The status of fauna in Georgia: 1995. *Russian Conservation News*. Moscow, 1995, October, N5, pp. 23-24.
78. Badridze J., Gurielidze Z. The reaction wild ungulates to predation: instinct or learned behaviour? Изд-во АН ГССР, "Мецниереба", 1997. 17 с.
79. Badridze J., Gurielidze Z., Todua G., Badridze N., Butkhuzi L. The reintroduction of captive-raised large mammals into their natural habitat: problems and method. Tbilisi, Institute of Zoology of the Academy of Sciences. 1992, 12 p.
80. Beaver, B.V. Maternal Behavior in Mares. *Veterinary Medicine, Small Animal Clinician*. 1981. vol. 76, no. 3, pp. 315-317.
81. Berman, C.M. Rasmussen, K.L.R. Suomi, S.J. Reproductive consequences of maternal care patterns during estrus among free-ranging rhesus monkeys. *Behavioral Ecology & Sociobiology*. 1993. vol. 32, no. 6, pp. 391-399.
82. Bomer M. The rehabilitated chimpanzees of Rubondo Island. *Oryx*. 1985, 19, July, pp.151-154.
83. Breitenmoser U. The Eurasian Lynx: Achievements and problems in reintroductions. Abstract of papers and posters, V Intern. Teriol. Congress, vol.1. Rome, 1989, p.246.
84. Breitenmoser U., Breitenmoser-Wursten C., Carbyn L. N., Funk S.M. In: *Carnivore Conservation*. Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D.W. & Wayne, R.K. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge. In press. 2001.
85. Brown, R.E. Murdoch, T. Murphy, P.R. Moger, W.H. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Hormones & Behavior*. 1995. vol. 29, no. 4, pp. 474-491.

86. Capitanio, J.P. Reite, M. The roles of early separation experience and prior familiarity in the social relations of pigtail macaques: A descriptive multivariate study. *Primates*. 1984. vol. 25, no. 4, pp. 475-484.
87. Capitanio, J.P. Weissberg, M. Reite, M. Biology of maternal behavior: Recent findings and implications. *The Psychobiology Of Attachment And Separation*. 1985. pp. 51-92.
88. Champoux, M. Byrne, E. DeLizio, R. Suomi, S.J. Motherless mothers revisited: Rhesus maternal behavior and rearing history. *Primates*. 1992. vol. 33, no. 2, pp. 251-255.
89. Clark, M.M. Spencer, C.A. Galef, B.G., Jr. Responses to novel odors mediate maternal behavior and concaveation in gerbils. *Physiology & Behavior*. 1986. vol. 36, no. 5, pp. 845-851.
90. Coe, C.L. Psychobiology of maternal behavior in nonhuman primates. Conference on Biological and Behavioral Determinants of Parental Behavior in Mammals, 8-11 Sep 1987, Leesburg, VA (USA). *Mammalian Parenting. Biochemical, Neurobiological, And Behavioral Determinants*. 1990. pp. 157-183.
91. Eibl-Eibesfeldt, E. The interactions of unlearned behavior patterns and learning in mammals. In: *Brain mechanisms and learning*, Ed. Delafresnave I.F. Oxford: CIOMSS, 1961, p. 53-73.
92. Fentress J.S. Observations on the behavioral development of hand-reared male timber wolf. *Am. Zoologist*. 1967, p. 339-351.
93. Fisher J. Introduction. In: *The Red Book. Wildlife in Danger*. London, 1969, pp. 13-24.
94. Fisher J., Simon N., Vincent J. *The Red Book. Wildlife in Danger*. London, 1969, 478p.
95. Fleming, A.S. Sarker, J. Experience-hormone interactions and maternal behavior in rats. *Physiology & Behavior*. 1990. vol. 47, no. 6, pp. 1165-1173.
96. Frankova, S. Influence of Early Social Environment on Behavioural Development and on Later Maternal Behaviour of Protein Deprived Rats. *Activitas Nervosa Superior*. 1981. vol. 23, no. 2, pp. 81-91.
97. Fox M.W. "The ontogeny of behavior and neurologic responses in dog". *Anim. Behav.* 1964, v. 12, N 3, pp. 301-310.
98. Fox, M.W. "Ontogeny of prey-killing behavior in Canidae". In: *Behaviour*. Vol. 35:3-4, 1969, pp. 259-272.
99. Fox, M.W. *Behaviour of wolves, dogs and related Canids*. Jonathan Cape, Thirty Bedford Square, London. 1971, 214p.
100. Frijlink, J. H. "Patterns of wolf pack movements prior to kills as read from tracks in Algonquin provincial Park, Ontario, Canada" in *Bijdr. Dierk.*, Vol. 47:1, 1977, pp. 131-137.
101. Gonzalez, D.E. Deis, R.P. The capacity to develop maternal behavior is enhanced during aging in rats. *Neurobiology of Aging*. 1990. vol. 11, no. 3, pp. 237-241.
102. Groos K. *The Play of Animals*, D. Appleton and Co., New York. 1898.
103. Harlow H.F. Zimmerman R.R. Affectional responses in the infant monkey. *"Science"*. 1959. v. 130, N 3373, pp. 421-432.
104. Hanshaw R. E., Lockwood R., Shideler R., Stephenson R. Experimental release of captive wolves. In: *The behavior and ecology of wolves*. Ed. E. Klinghamer. Garland STPM Press. N.-Y.-L. 1979, pp. 3-18.

105. Hector, A.C.K. Seyfarth, R.M. Raleigh, M.J. Male parental care, female choice and the effect of an audience in vervet monkeys. *Animal Behaviour*. 1989. vol. 38, no. 2, pp. 262-271.
106. Hnida, J.A. Mother-infant and infant-infant interactions in captive sable ante-lope: Evidence for behavioral plasticity in a hider species. *Zoo Biology*. 1985. vol. 4, no. 4, pp. 339-349.
107. Howard P. The experimental release of captive-bred cheetah (*Acinonyx jubatus*) into the natural environment. Worldwide Furbearer Conf., Frostburg, Md. Aug. 3-11, 1980. Proc. Vol.2. S.L., 1981, pp.1001-1026.
108. Insel, T.R. Oxytocin and maternal behavior. Conference on Biological and Behavioral Determinants of Parental Behavior in Mammals, 8-11 Sep 1987, Leesburg, VA (USA). *Mammalian Parenting. Biochemical, Neurobiological, And Behavioral Determinants*. 1990. pp. 260-280.
109. IUCN 1987. The IUCN position statement on translocation of living organisms. 1987, Garland, Switzerland, 20p.
110. IUCN 1998. Guidelines for Re-introductions. Prepared by the IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 10 pp.
111. IUCN 1996. IUCN Red List of Threatened Animals, 1996, IUCN, Gland, Switzerland, 368 p.
112. Jeselnik D.L., Brisbin Jr. Food-Caching behaviour of captive-reared red foxes. "Appl. Anim. Etol." 1980, v.6, #4, pp. 363-367.
113. Leyhausen P. Cat behavior. The predatory and social behavior of domestic and wild cats. Garland STPM Press. N.-Y.-L. 1979, 315p.
114. Londei, T. Misto, R. Vismara, C. Leone, V.G. Congenital brain damage spares the basic patterns of parental behavior in affected mice. *Brain Research*. 1995. vol. 677, no. 1, pp. 61-68.
115. Mann, P.E. Kinsley, C.H. Bridges, R.S. Opioid receptor subtype involvement in maternal behavior in lactating rats. *Neuroendocrinology*. 1991. vol. 53, no. 5, pp. 487-492.
116. Mech L.D. Hunting behavior in two similar species of social canids. In: *Wild Canids*, Ed. Fox M.W. New York:Van Nostrand Reinhold Co. 1975, pp. 363-368.
117. Mech L.D. *The Wolf. The ecology and behavior of an endangered species*. Minneapolis:University of Minnesota Press, 1970, Reprint 1981, 384p.
118. Mech L.D. Wolf-pack buffer zone prey reservoirs. *Science*, 1977, v.197, N4314, pp.320-321.
119. Mech L.D. Why some deer are safe wolves. *Natural History*. 1979, N1, pp. 71-
120. Mexican Wolf Reintroduction Facts. In: *Mexican Wolf Recovery Program*. U.S. Fish & Wildlife Service. April, 1998, 6p.
121. Mexican Wolf Recovery Program. U.S. Fish and Wildlife Service. July, 1998, 5 p.
122. Murie A. *The Wolves of Mount McKinley*, U.S. National Park Service, Fauna Series 5, Washington, 1944, Reprint 1971, 238 p.
123. Numan, M. Brain mechanisms of maternal behavior in the rat. 4. Conference of the European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 8-11 Sep 1982, Bielefeld (FRG). *Proceedings in Life Sciences*. Available as: *Hormones And Behaviour In Higher Vertebrates*. 1983. pp. 69-85.

124. Packard J.M., Mech L.D. Population in wolves. In: Biosocial mechanisms of population. Yale University Press, New Haven London. 1980, pp.135-150.
125. Peters R. P. Mental maps in wolf territoriality. In: The behavior and ecology of wolves. Ed. E. Klinghammer. Garland STPM Press.N.-Y.-L. 1979, pp.119-152.
126. Phillips M.K. Progress of red wolf restoration project in North Carolina. AAZPA. Annual Conference Proceedings. Milwaukee, Wisconsin, 25-29 September, 1988, pp.426-433.
127. Phillips M.K. Measuring the success and worth of red wolf restoration. North Carolina Nature Conservancy. N44, spring, 1989, pp.3-6.
128. Phillips M.K(a). Endangered species. Restoration and Management Notes. V.8, N2, Winter 1990, p.131.
129. Phillips M.K(b). Measures of value and success o a reintroduction project: Red Wolf reintroduction in Alligator River National Wildlife Refuge. Endangered Spe-cies UPDATE. Vol.8, N1, 1990, pp.24-26.
130. Phillips M.K(c). The Red Wolf: recovery of an endangered species. Endangered Species UPDATE. 1990, Vol.8, N1, pp.79-81.
131. Phillips M.K, Parker W.T. Red wolf recovery: A progress report. Conservation Biology. Vol.2, N2, June 1989, pp.139-141.
132. Rathbun G.B. Homing behaviour of reintroduced sea otters in California. Ab-stract of papers and posters; V Intern. Teriol. Congress, vol.1. Rome, 1989, p.254.
133. Rees M.D. Red Wolf recovery continues to gather steam. Endangered Species UPDATE. Vol.7, N5, March 1990, p.3.
134. Robinson D. The Wolf. In: Defenders. Vol. 51:6, 1976, pp. 385-392.
135. Rosenblat, J.S. Landmarks in the physiological study of maternal behavior with special reference to the rat. Conference on Biological and Behavioral Determinants of Parental Behavior in Mammals, 8-11 Sep 1987, Leesburg, VA (USA). Mammal-ian Parenting. Biochemical, Neurobiological, And Behavioral Determinants. 1990. pp. 40-60.
136. Rosenblatt, J.S. Mayer, A.D. Giordano, A.L. Hormonal basis during pregnancy for the onset of maternal behavior in the rat. Psychoneuroendocrinology. 1988. vol. 13, no. 1-2, pp. 29-46.
137. Schaller G.B. Predators of the Serengeti. Pt. I. The social carnivore. - Natural history, 81, N 2, 1976, p.39-49.
138. Sooreae P.S. Successful reintroductions of large carnivores - what are the se-crets? Eleventh International Conference on Bear Management and Research. 1997, Graz, Austria, p. 68.
139. Stuve M. Re-establishment of Alpine Ibex populations through reintroductions and translocations. Abstract of papers and posters; V Internanational Teriological Congress, vol.1. Rome, 1989, p.255.
140. Sullivan J.O. "Individual variability in hunting behaviour of wolves". In : The behavior and ecology of wolves, Ed. Klinghammer, E. New York, London:Garland STPM Press. 1979. pp. 284-306.
141. Thorp W.H. Learning and instinct in animals. London. Methuen Co. LTD.1956; reprinted 1958, 460p.
142. UFAW 1992. Welfare Guidelines for the Re-introduction of Captive Bred Mammals to the Wild. International Academy of Animal Welfare Sciences. UK. 10 pp.

143. Vincent L.E., Bekoff M. Quantitative analyses of the ontogeny of predatory behavior in coyotes, *Canis latrans*." in *Animal Behavior*, Vol. 26:1, 1978, pp. 225-231.
144. Walther F.R. Age, sex and social status of Thomson's gazelle in correlation with flight from predators. *Transactions of the IX international congress of game biologists*. Moscow. 1970, pp.500-502.
145. Yalden D.W. The problems of reintroducing carnivores. In: *Mammals as predators*. Symposia of the Zoological Society of London number 65. Oxford University Press, NY, 1993, pp. 289-306.

2004:02:16